Amöben: Paradebeispiele für Probleme der Phylogenetik, Klassifikation und Nomenklatur

J. WALOCHNIK & H. ASPÖCK

Abstract: **Amoebae: Show-horses for problems of phylogeny, classification, and nomenclature.** Until very recently (and in many textbooks still so today) the amoebae have been regarded as a monophyletic group called Rhizopoda, which was divided into five taxa: the Amoebida, the Eumycetozoa, the Foraminifera, the Heliozoa, and the Radiolaria. Some of these have shells and have therefore largely contributed to marine sediments and thus to the orography of our planet. Others are of medical relevance, such as *Entamoeba histolytica*, the causative agent of amoebic dysentery, or the otherwise free-living amoebae *Acanthamoeba*, *Balamuthia*, *Sappinia,* and *Naegleria*, being responsible for *Acanthamoeba* keratitis, granulomatous amoebic encephalitis or primary amoebic meningoencephalitis.

The term amoeba means change or alteration and refers to the capability of several eukaryotic single cell organisms to change their shape. However, during the past years it has become very obvious that this term holds no systematic information whatsoever. The amoeboid mode of locomotion, being common not only in numerous protozoa but also in many vertebrate cells, has certainly evolved along many different lines. The breakthrough of electron microscopy and molecular biology has fundamentally altered the classification of the amoebae. Conspicuous characters, like the absence of mitochondria, the formation of fruiting bodies or the existence of a flagellate stage, are now regarded as results of convergent evolution. Consequently, the former amoebae have been split up and divided among three different phyla: the Amoebozoa, the Excavata, and the Rhizaria. The amoebozoans, including among others the genus *Amoeba*, the acanthamoebae, the entamoebae and the slime moulds, is now considered to be the sister group of the fungi plus animals. Although great progress has been achieved, the systematics and the evolution of the amoebae still pose many open questions, and the current classification scheme of the amoebae probably still requires considerable refinement. Difficulties in applying the biological species concept in most amoebae result in significant problems of nomenclature. Several possibilities to resolve these complications are discussed.

Key words: Evolution, phylogeny, classification, nomenclature, Unikonta, Amoebozoa, *Entamoeba*, *Acanthamoeba*, *Dictyostelium*, Bikonta, Excavata, *Naegleria*, Rhizaria, Foraminifera, Radiolaria, Heliozoa.

Inhalt

1. Einleitung

„Wenn wir nun zunächst unter unsern Protisten diejenige Gattung aufsuchen, welche uns auf der Höhe ihrer Entwickelung die einfachste Form eines solchen einzelligen Organismus, gewissermassen das **Ideal der Zelle**, darstellt, so treten uns vor allen Andern die berühmten **Amöben** entgegen“ stellte Ernst HAECKEL 1878 fest (Abb. 1).

Der Begriff „Amöbe“ (im Deutschen auch Wechseltierchen) bezieht sich auf die durch die Ausbildung von so genannten Pseudopodien (Scheinfüßchen) veränderliche Gestalt, welche diese Organismen allerdings auch mit beweglichen Zellen vieler Metazoen (z. B. Leukozyten der Wirbeltiere oder Hämozyten der Insekten) gemein haben. Tatsächlich sind unter diesem Begriff nicht nur grundlegend verschiedene, phylogenetisch sehr weit voneinander entfernte Organismen, sondern auch Organismen ganz unterschiedlicher Form und Gestalt vereint. So werden sowohl die nur etwa 10 µm großen

Denisia **20**,
zugleich Kataloge der
oberösterreichischen
Landesmuseen
Neue Serie **66** (2007),
323-350

Abb. 1: HAECKELS Darstellung einer Amöbe (Fig. 1 aus seinem Werk: „Das Protistenreich", 1878).

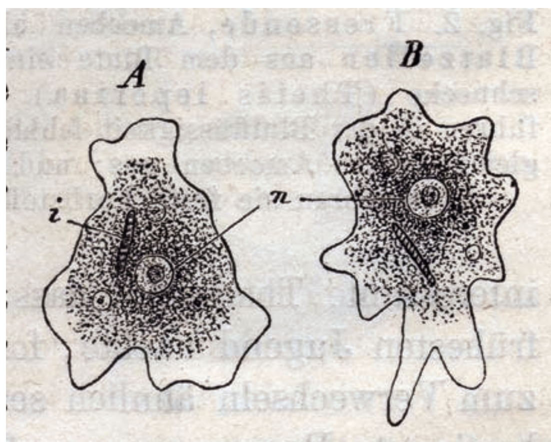


Fig. 1. Eine gewöhnliche Amoebe (Amoeba vulgaris) in zwei aufeinander folgenden Zuständen der Bewegung dargestellt; in A sind mehrere kurze, in B mehrere längere Fortsätze oder Lappenfüsschen vorgestreckt. Im Protoplasma der nackten Zelle liegt der Kern (n) und ausserdem einige fremde, als Nahrung aufgenommene Körperchen (i).

Echinamöben als auch die z.T. bis zu metergroßen Schleimpilze Amöben genannt. Es gibt nackte Amöben und Amöben mit wunderschönen, ornamentalen Schalen, wie etwa die Radiolarien (Strahlentierchen). Amöben kommen sowohl im Erdreich und im Süßwasser als auch im Meerwasser vor – so die berühmten Foraminiferen (Kammerlinge), deren Schalen sich als Sedimente auf dem Meeresboden ablagerten und maßgeblich an der Bildung der großen Kalkstein-Vorkommen, aus welchen die Alpen oder auch die Felsen von Dover entstanden sind, beteiligt waren. Amöben erreichen oft ganz beträchtliche Dichten, mit mehreren hunderttausend Amöben pro Gramm Erde und mehreren Millionen pro Liter Wasser. Sie spielen insgesamt in der Remineralisierung der Nährstoffe eine entscheidende Rolle, da sie Bakterien, Algen, Hefen, andere Protozoen und sogar kleine Metazoen aufschließen und die Nährstoffe damit wieder der Nahrungskette verfügbar machen. ALEXEIEFF schrieb 1912: „Amöben können überall dort leben, wo es Bakterien gibt." Die meisten Amöben sind aerob, aber es gibt auch einige in der Regel parasitisch lebende anaerobe Vertreter. Weltweit wurden etwa 12.000 rezente „Amöben-Arten" – von denen ungefähr 250 parasitisch leben – und viele tausend fossile Arten beschrieben. Radiolarien wurden bereits in etwa 1,2 Milliarden Jahre alten marinen Sedimenten nachgewiesen!

Die Amöben sind jedoch – wie wir heute definitiv wissen – alles andere als eine Gruppe im Sinne eines Monophylums. Ihr einziges gemeinsames Merkmal ist die Fähigkeit zur Ausbildung von Pseudopodien, welche sowohl der typischen amöboiden Fortbewegung als auch der Nahrungsaufnahme (Phagozytose) dienen. Diese Pseudopodien können breit (Lobopodien), nadelförmig (Filopodien) oder auch vernetzt (Retikulopodien) sein. Die Pseudopodien der verschiedenen Amöben-Gruppen sind aber nicht homologisierbar, sie sind – und dies ist die entscheidende Erkenntnis – in der Evolution mehrmals und unabhängig voneinander entstanden.

Vermutlich war bereits der eukaryotische „Urahn" eine amöboide Zelle, denn die Fähigkeit zur Phagozytose ist eine Voraussetzung für die Endosymbiontentheorie. Dies wird auch durch den Myosin-Typ MYTH4/ FERM, welcher bei *Dictyostelium* eine wichtige Funktion in der Zelladhäsion und damit in der Phagozytose und der Motilität erfüllt, unterstützt, denn dieser kommt bei allen Eukaryota, außer bei den Pilzen und Pflanzen vor, welche beide durch ihre – allerdings unabhängig voneinander entstandene – Zellwand die Notwendigkeit dieser Funktionen und damit auch das dafür notwendige Protein verloren haben. Frühen Eukaryoten schreibt man folgende Merkmale zu: die Fähigkeit zur Mitose, ein aus einem Endosymbiose-Ereignis hervorgegangenes Mitochondrium, ein Zentriol mit einer Geißel und Pseudopodien. *Phalansterium*, ein begeißelter Vertreter der Amoebozoa, entspricht am besten dieser Beschreibung und dient heute vielfach als Modellorganismus. BÜTSCHLI hatte bereits 1885 postuliert, dass die Amöben aus Amoeboflagellaten durch mehrfaches sekundäres Verlieren der Geißeln entstanden seien – und CAVALIER-SMITH et al. (2004) bestätigten diese Theorie, womit es sehr wahrscheinlich wird, dass der erste Eukaryot tatsächlich begeißelt – vielleicht eine begeißelte Amöbe – war.

Tatsächlich können Endosymbiose-Ergeignisse auch bei rezenten Amöben beobachtet werden. *Mayorella viridis* (ein Vertreter der Paramoebidae, Amoebozoa) beispielsweise kultiviert zur Photosynthese befähigte Grünalgen als Symbionten. Bei einigen Foraminiferen geht das so weit, dass sie die Chloroplasten aus den als Nahrung aufgenommenen Algen herausholen und in Vakuolen „aufbewahren", wo diese dann noch lange Zeit zur Photosynthese und somit zur Energieproduktion genutzt werden. Eine rezente Studie hat gezeigt, dass die filose Amöbe *Paulinella chromatophora* (Cercozoa) in einem allerdings viel jüngerem als dem pflanzlichen primären Endozytoseereignis ein anderes Cyanobakterium aufgenommen und in photosynthetische Organellen umgewandelt hat – dass also die Evolution photosynthetischer Organellen aus Cyanobakterien ein anhaltender Prozess ist (MARIN et al. 2005).

Die Klassifizierung der Amöben war von jeher und ist noch immer äußerst problematisch. Nicht nur verfügen die allermeisten Amöben über keine sexuellen Vor-

gänge, wodurch der Begriff „Art“ als Fortpflanzungsgemeinschaft nicht anwendbar ist, sondern darüber hinaus gibt es, mit Ausnahme der beschalten Formen, kein fossiles Material, was das Nachvollziehen von Entwicklungslinien ausgesprochen schwierig macht. Dazu kommt, dass zahlreiche Amöben-Taxa eine mitunter erheblich erhöhte Evolutionsrate aufweisen.

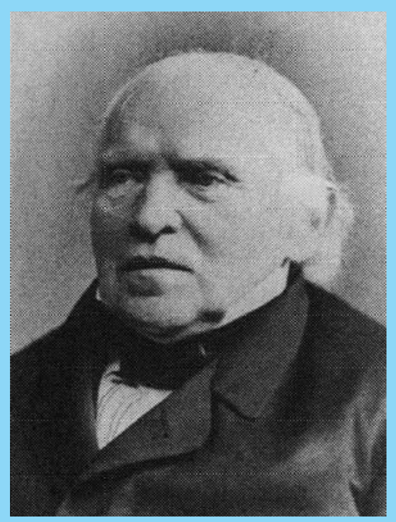
Heute können durch molekularbiologische Methoden viele phylogenetische Fragen geklärt werden. Allerdings sind die Amöben sehr unterschiedlich gut untersucht. Während von dem wichtigen Krankheitserreger *Entamoeba histolytica* und dem in der Zellbiologie vielfach als Modellorganismus genutzen Schleimpilz *Dictyostelium discoideum* bereits die gesamten Genome sequenziert wurden, sind zahlreiche nicht oder schwer kultivierbare Amöben so gut wie überhaupt nicht untersucht. Die große Gruppe der Rhizaria, zu der nahezu die Hälfte der amöbischen Organismen zählt, ist derzeit die einzige der 6 eukaryotischen Gruppen, von der gar keine Genom-Daten zur Verfügung stehen. Mit der Fertigstellung des Genoms von *D. discoideum* im Jahre 2005 wurde übrigens das erste komplette Genom eines freilebenden Protozoons durchsequenziert.

2. Historisches

1822 prägte Jean Baptiste MARCELLIN, Baron BORY DE SAINT-VINCENT, den Begriff „amoeba“ [gr.-nlat. = Wechsel oder Veränderung], mit welchem er alle einzelligen, ihre Gestalt verändernden Organismen zusammenfasste. EHRENBERG schuf dann 1838 in seinem für die Etablierung der Protozoologie als Wissenschaftszweig bahnbrechenden Werk „Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen“ erstmals eine eigene Gattung für die Amöben, die Gattung *Amoeba* (Abb. 2). EHRENBERG sah allerdings in den Einzellern „kleine Metazoen“ und deutete die verschiedenen Zellorganellen als „Miniaturorgane“. BORY DE ST. VINCENT sprach sich entschieden gegen die Existenz von Organen bei diesen Organismen aus, und SCHULTZE postulierte schließlich 1854, dass der Rhizopodenkörper nichts anderes als eine Zelle sei, also vergleichbar mit den Zellen, aus denen Tiere und Pflanzen aufgebaut sind. Er schlug den Terminus „Protoplasma“ vor, und VON STEIN fügte dem noch hinzu, dass sowohl der Zellkern als auch das Protoplasma „Theilproducte der gleichen Bestandtheile einer anderen Zelle seien“. VON SIEBOLD war ein großer Verfechter dieser Zellenlehre und lieferte in seiner vergleichenden Anatomie detaillierte Beweise. Auch DUJARDIN stellte sich EHRENBERG entgegen und widerlegte dessen Theorie, dass Foraminiferen kleine Cephalopoden darstellten. Er entdeckte grundlegende Gemeinsamkeiten zwischen den Foraminiferen und den Süßwasser-Amöben und etablierte für diese beiden Gruppen 1835 die neue Klasse der Rhizopoda.

BRONN (1859) beschrieb die Rhizopoda, welche für ihn eine von vier Klassen innerhalb der Amorphozoa darstellten, als: „kriechend mittelst beständig veränderlichen Scheinfüsschen, die auch zur Einverleibung der Nahrung dienen; (nackt oder) umschlossen von zusammenhängend-vielkammerigen Kalk-Schaalen (keine Wimpern)“. Nun waren alle „Amöben“ in einer Gruppe vereint, und so sollte es für die nächsten 100 Jahre bleiben (Abb. 3).

In dieser Zeit entstanden zahlreiche Abhandlungen und Monographien zu den verschiedenen Gruppen und



Christian Gottfried EHRENBERG

Christian Gottfried EHRENBERG wurde am 19. April 1795 in Delitzsch in der Nähe von Leipzig geboren. Er studierte ab 1815 Theologie und später Medizin und Naturwissenschaften an der Universität Leipzig. 1818 promovierte er mit einer Arbeit über Pilze und wurde Mitglied der Leopoldina in Halle. EHRENBERG unternahm zusammen mit Friedrich Wilhelm HEMPRICH (1796-1825) zwei Expeditionen in den Nahen Osten und nach Arabien, wo sie tausende Pflanzen und Tiere sammelten. 1829 begleitete er Alexander VON HUMBOLDT (1769-1859) auf dessen Russland-Expedition, bei der sie bis zur chinesischen Grenze vorstießen. Nach der Rückkehr von dieser Expedition konzentrierte sich EHRENBERG auf pflanzliche und tierische Mikroorganismen, insbesondere Mikrofossilien und deren Systematik. EHRENBERG beschrieb zahlreiche neue Arten, darunter so bekannte wie das Pantoffeltierchen (*Paramecium caudatum*). Er starb am 27. Juni 1876 in Berlin.
EHRENBERG gilt als einer der Begründer der Mikrobiologie und der Mikropaläontologie und als Entdecker der Infusorien. Er war ein Verfechter der empirischen Forschung und forderte: „unermüdlich nach strengen umsichtigen Beweisen für haltbare Meinungen und Systeme zu suchen“. In seinem zentralen Werk „Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen“ (1838) schreibt er: „Es ist meine innerste Überzeugung: Diese Infusionsthierchen sind vollkommene Organismen. Sie ermöglichen uns einen Blick in das tiefere Leben der organischen Natur.“

Abb. 2: Verschiedene amöboide Organismen unter EHRENBERGS Infusionsthierchen (Tafeln VIII und IX aus „Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen", 1838).




ARCELLINA.
T.IX.
I.
II.
III.
IV.
V.
VI.
VII.
VIII.
IX.
I. IV. DIFFLUGIA V. VIII. ARCELLA. IX. CYPHIDIUM.
I. D. proteiformis – II. D. oblonga – III. D. acuminata – IV. D. Enchelys – V. A. vulgaris –
VI. A. aculeata – VII. A. dentata – VIII. A. hyalina – IX. C. aureolum –

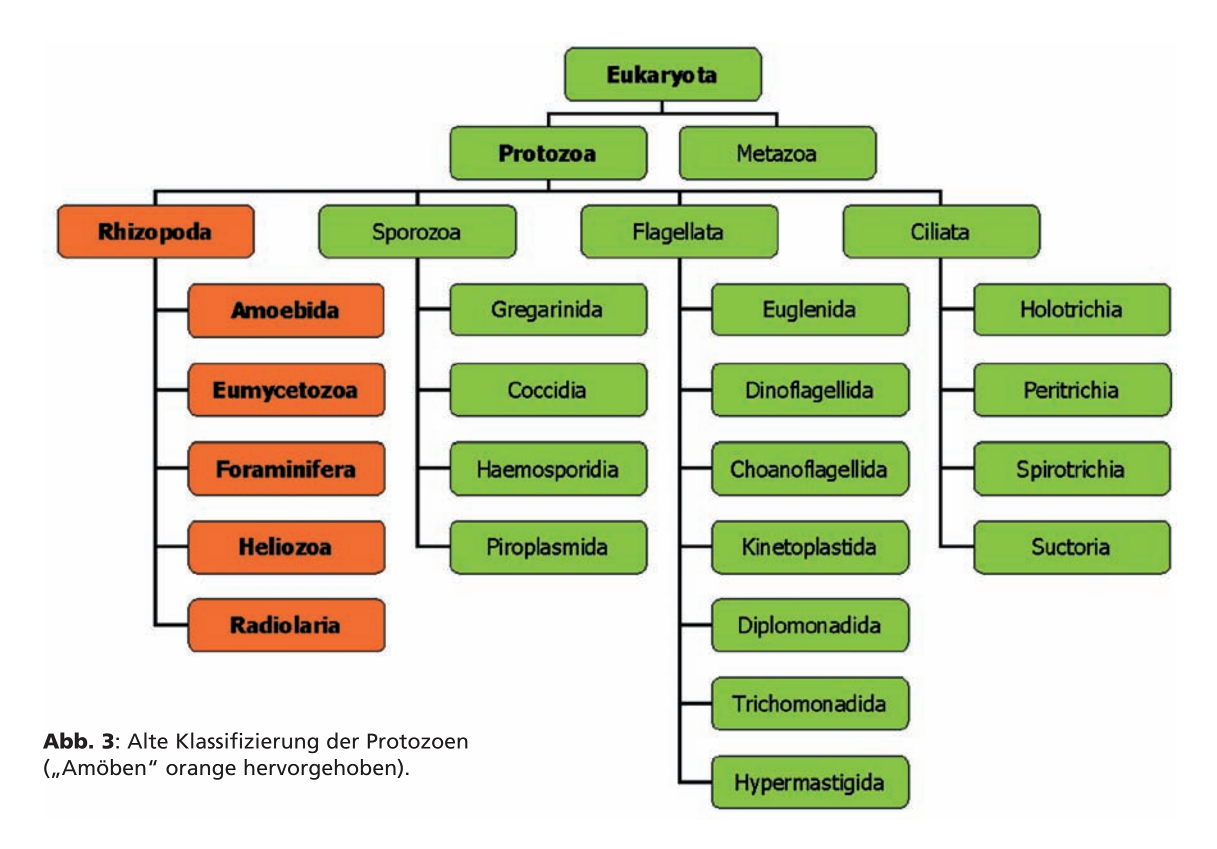
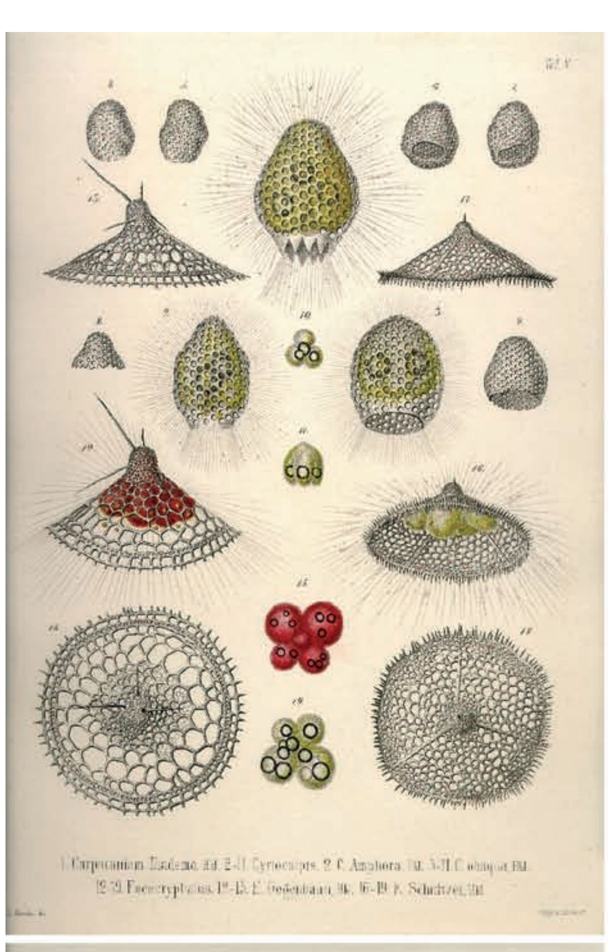
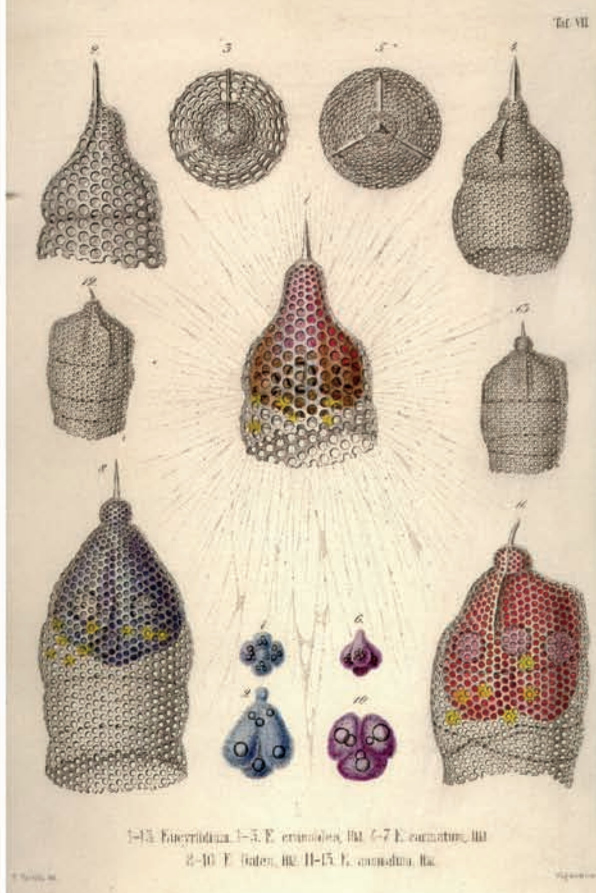


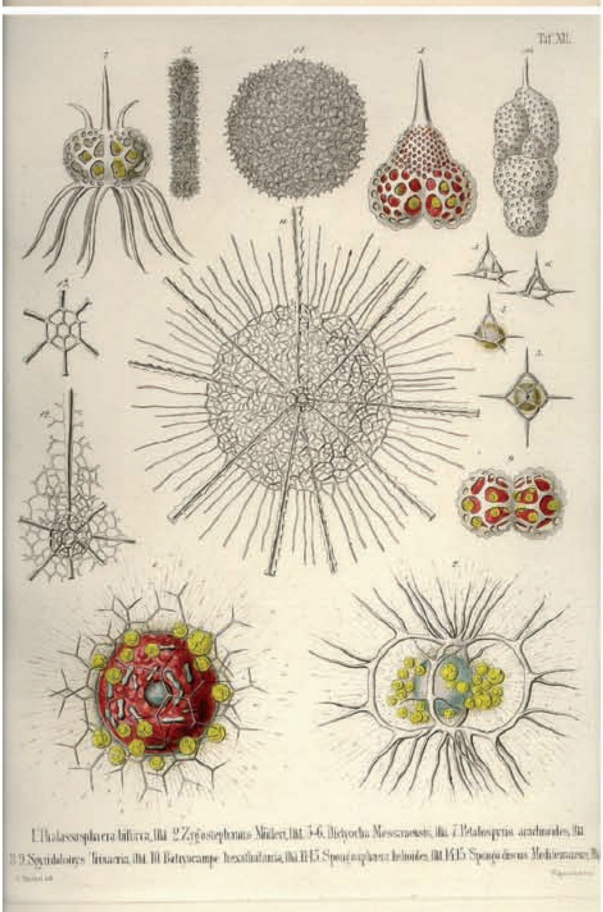
Abb. 3: Alte Klassifizierung der Protozoen („Amöben" orange hervorgehoben).

Untergruppen der „Amöben". Am besten erforscht waren die mit wunderschönen, ornamentalen Schalen ausgestatteten Radiolarien und Foraminiferen. HAECKEL unterschied 1862 in seiner Monographie „Die Radiolarien (Rhizopoda radiata)" bereits etwa 4.000 verschiedene Arten (Abb. 4), welche er anhand ihrer Schalenarchitektur in zwei Klassen, die Radiolaria und die Acantharia unterteilte.

Da die nackten Amöben über weniger charakteristische morphologische Merkmale verfügen, war deren Klassifizierung lange Zeit sehr vage. Kaum jemand hat sich überhaupt mit diesen im Vergleich zu den Radiolarien und Foraminiferen „unspektakulären" Organismen beschäftigt. Erst NÄGLER erkannte, dass es auch hier noch eine bunte Vielfalt zu entdecken gilt, so schrieb er 1911: „…Amöben, die doch scheinbar eine so einheitliche und primitive Gruppe bilden,…". Zunächst waren es die parasitischen Formen, welche die Aufmerksamkeit auf sich zogen. LÖSCH beschrieb 1875 erstmals den Zusammenhang zwischen *Entamoeba histolytica* und chronischen Durchfällen. Immerhin aber gab es auch einige wenige Forscher, die sich der freilebenden Nacktamöben annahmen, hervorzuheben ist hier SCHULZE mit seinen „Rhizopodenstudien" (1874-1877). Eine bedeutende Errungenschaft war außerdem die Einführung der Agarplatten-Kultivierungsmethode von FROSCH im Jahre 1897 (90 % Leitungswasser, 10 % Nährbouillon, 0,5 % Agar-Agar), die es endlich ermöglichte, Reinkulturen (allerdings nicht axenische Kulturen) von freilebenden Amöben herzustellen und diese über lange Zeiträume am Leben zu erhalten. NÄGLER verdanken wir die erste umfangreiche Zusammenstellung der sogenannten „Limax-Amöben" (Nacktamöben mit geringer Pseudopodienbildung) (NÄGLER 1909). Er erkannte bereits, dass die Einteilung nach der Zystenmorphologie problematisch ist, weil diese bei vielen Arten variabel ist, und versuchte, die Amöben anhand ihrer Kernteilung zu unterscheiden. ALEXEIEFF schlug 1912 folgende Klassifizierung der Nacktamöben vor: 1. die Gattung *Amoeba*, 2. die „Limax-Amöben", 3. die in Vertebraten parasitischen Amöben (Entamöben) und 4. die Gattung *Malpighiella*. Letztere enthält mehrere Arten, die durchwegs in Invertebraten parasitieren. WENYON (1926) teilte die Amöben, die er unter der Ordnung Amoebida zusammenfasste, in vier Familien: in die stets unbegeißelten Amoebidae, in die Paramoebidae, welche neben dem Zellkern noch einen so genannten „Nebenkörper" aufweisen, in die Dimastigamoebidae, welche unter bestimmten Bedingungen zwei oder mehrere Geißeln aufweisen, und in die Rhizomastigidae, welche während ihrer freilebenden Phase mit einer Geißel ausgestattet sind. CALKINS (1933) wiederum unterteilte die Nacktamöben in die Familien Bistadiidae, jene mit einem amoeboiden und einem Flagellatenstadium, die freilebenden Amoebidae, die parasitischen „Endamoebidae" und die Paramoebidae. Schließlich erkannte SINGH 1952, dass die parasitische Lebensweise allein nicht ausreichend ist, um die „Endamoeben" in eine eigene Familie zu stellen und dass die Bildung von Flagellen unter







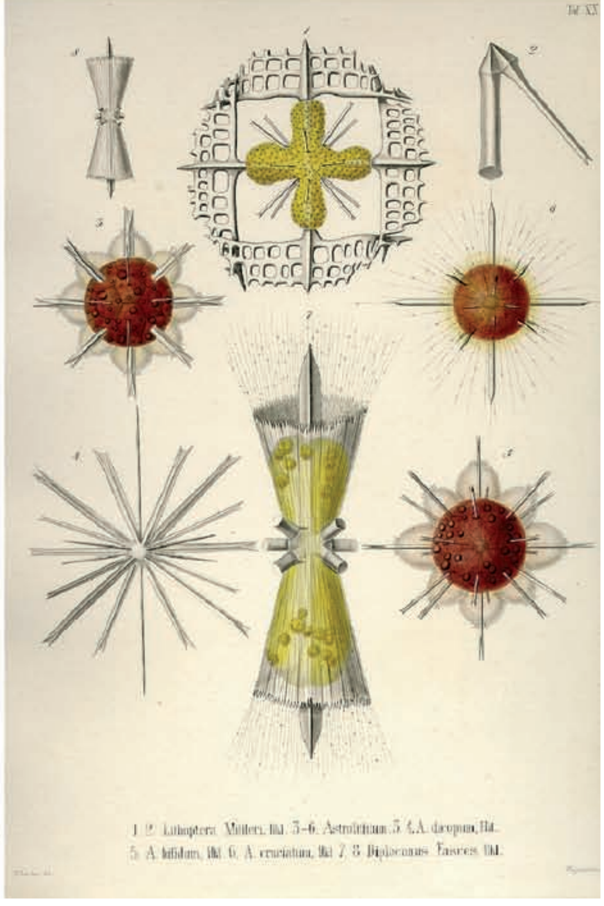
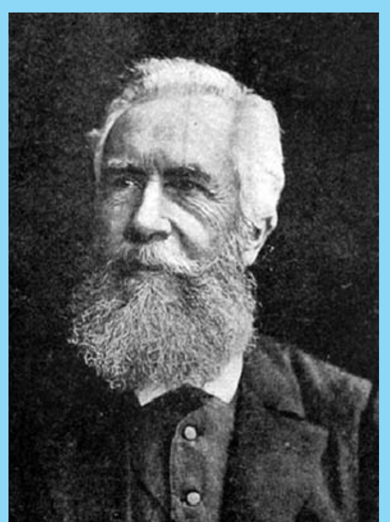


Abb. 4: HAECKELS Radiolarien (Tafeln 5, 7, 12 und 20 aus „Die Radiolarien", 1862).



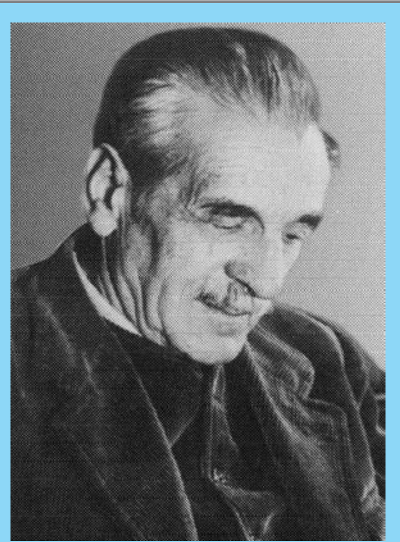
Ernst HAECKEL

Ernst Heinrich HAECKEL wurde am 16. Februar 1834 in Potsdam geboren. Der Vater wurde 1835 nach Merseburg versetzt, und dort erweckte ein Privatlehrer in dem jungen Ernst die Liebe zur Naturbeobachtung. Durch eine Erkrankung am beabsichtigten Studium der Botanik gehindert, studierte HAECKEL ein Semester Medizin in Berlin. Ab Herbst 1852 belegte er bei Rudolf Albert VON KÖLLIKER in Würzburg Anatomie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte, später bei Johannes MÜLLER in Berlin Zoologie. 1856 wurde er Assistent bei Rudolf VIRCHOW, der später einer der wohl berühmtesten deutschen Pathologen und außerdem zu einem erklärten Gegner der neuen Abstammungslehre und seines früheren Assistenten HAECKEL wurde. 1861 habilitierte sich HAECKEL an der Universität in Jena, wo er bereits ein Jahr später, nach dem Erscheinen seiner weltberühmten Monographie über die Radiolarien, ein Extraordinariat bekam. Mit einem viel beachteten Vortrag („Stettiner Rede") setzte sich Haeckel am 19. September 1863 bei der 38. Versammlung der Vereinigung Deutscher Naturforscher und Ärzte vehement für die Lehre Charles DARWINS ein, dessen Werk „Über den Ursprung der Arten durch natürliche Zuchtwahl" kurz zuvor (1859) erschienen war. Ernst HAECKEL wurde zum eifrigsten Protagonisten und aufklärenden Verbreiter der Abstammungslehre DARWINS, den er ebenso wie Thomas Henry HUXLEY in der Folgezeit mehrfach in England besuchte. HAECKEL hatte bis 1909 die Professur für Zoologie an der Universität Jena inne und unternahm noch zahlreiche Forschungsreisen, die ihn bis ans Rote Meer und nach Indonesien führten. Mit großer Begeisterung kam er auch jahrelang im Sommer nach Österreich und unternahm dort ausgedehnte Wanderungen in den Alpen, welche er stets zum eifrigen Sammeln von mikroskopischem Material nützte. Er starb am 9. August 1919 in Jena. HAECKEL war ein wahrer „Naturfreund", so schreibt er: „Jedesmal, wenn ich der lieben Mutter Erde wieder nahekomme, mich ganz, wie ich bin und lebe, in sie hineinstürze, Wald und Berge und Wasser auf mich ganz unmittelbar wirken lasse, dann lebe ich neu auf, und neue Begeisterung für alles Wahre, Gute und Schöne strömt in mein Herz hinein."

bestimmten Umweltbedingungen noch zu wenig untersucht ist, um diese als Grundlage für eine Systematik heranzuziehen, und so schlug er vor, die kleinen, freilebenden Amöben in nur zwei Familien zu unterteilen, in die Schizopyrenidae und in die Hartmannellidae, und zwar vor allem anhand der Kernstruktur und der Art der Kernteilung. Man hatte ja tatsächlich wenige Merkmale zu Verfügung; SINGH schreibt, dass DOBELL sieben Jahre gebraucht hat, um die Details der Kernteilung in nur zwei Amöbenarten zu untersuchen. SINGH schuf unter anderem die neue Gattung *Naegleria* und postulierte bereits, dass es sich bei *Naegleria* im Gegensatz zu *Hartmannella* vermutlich um eine eher „primitive" Gattung handelt! BOVEE schließlich hielt 1953 fest: „Eines der kniffeligsten Problem der Zoologie ist die spezifische Identifizierung der nackten Amöben".

Die Idee, auch die beschalten lobosen Amöben (heutige Arcellinida) innerhalb der Klasse Lobosea CARPENTER, 1861, zu positionieren, wurde zunächst von DEFLANDRE (1953) und später von LOEBLICH und TAPPAN (1961, 1964) vorangetrieben, sodass nun alle Amöben mit lobosen Pseudopodien im Taxon Lobosea innerhalb des Phylums Rhizopoda vereint waren (LEVINE et al. 1980, BOVEE 1985). Die Schleimpilze, welche seit der Beschreibung der „Fungi cito crescentes" durch den Berliner Arzt Thomas Panckow (PANCOVIUS 1654) bekannt und lange Zeit als Pilze angesehen worden waren, waren bereits in den 1970er Jahren zu den Rhizopoden gestellt worden. PAGE und BLANTON trennten dann jene Amöben, welche scheibenförmige Cristae in den Mitochondrien haben und keine typischen Diktyosomen aufweisen, außerdem oft über Flagellatenstadien verfügen, ab und stellten sie in das neue Taxon Heterolobosea. Ende der 1980er Jahre etablierte PAGE durch eine Kombination licht- und elektronenmikroskopischer Daten ein neues System amoeboider Organismen. Er gruppierte alle nackten lobosen Amöben in die Klasse der Lobosea und Unterklasse Gymnamoebia und ordnete dieser vier Gruppen zu, die Euamoebida, die Leptomyxida, die Acanthopodida und die Loboreticulatida, während er die beschalten lobosen Amöben in die Unterklasse der Testacealobosia stellte (PAGE 1991).

Erst molekularbiologische Studien haben schließlich mehr Einblick verschafft: CAVALIER-SMITH, PAWLOWSKI, SOGIN und viele andere haben maßgeblich zur Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse der Amöben beigetragen. Heute ist relativ gesichert, dass alle lobosen Amöben eine monophyletische Gruppe darstellen und dass diese gemeinsam mit den Mycetozoa die Gruppe der Amoebozoa bilden. Bei den Schleimpilzen betrachtete man zunächst die Fruchtkörper-Bildung als ein für die Gruppe charakteristisches Merkmal (OLIVE 1975). Später wurden die Acrasiden aus den Schleimpilzen herausgenommen und zu den Heterolobosea gestellt (PAGE &



Maximilian HARTMANN

Maximilian HARTMANN wurde am 7. Juli 1876 in Lauterecken bei Kusel (Rheinland-Pfalz) geboren. Er studierte zunächst an der Forsthochschule Aschaffenburg und ab 1896 an der Universität München, wo er 1901 promovierte. Er war von 1902-1905 Assistent am Zoologischen Institut der Universität Gießen und habilitierte sich 1903 mit der Arbeit „Die Fortpflanzungsweisen der Organismen" für Zoologie. Danach wechselte er an das Königliche Institut für Infektionskrankheiten (das spätere Robert-Koch-Institut) in Berlin, wo er ab 1909 eine Professur innehatte. Ab 1914 war er Abteilungsleiter am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie (dem späteren Max-Planck-Institut für Biologie) und von 1935-1955 dessen Direktor. 1921 wurde er von der Universität Berlin zum Honorarprofessor ernannt, und schon 1932 wurde er in die Leopoldina, die Deutsche Akademie der Naturforscher, aufgenommen. HARTMANN starb am 11. Oktober 1962 in Buchenbühl bei Nürnberg.
HARTMANN hat mit Carlos CHAGAS und Stanislav PROWAZEK zusammengearbeitet. Seine Arbeiten konzentrierten sich hauptsächlich auf die Gebiete der methodologischen und erkenntnistheoretischen Grundlagen der Naturwissenschaften – er veröffentlichte zahlreiche grundlegende Arbeiten über die Vermehrung und Sexualität von Protozoen und deren potenzielle Unsterblichkeit. Zusammen mit Fritz SCHAUDINN gründete er 1902 die Zeitschrift „Archiv für Protistenkunde".

BLANTON 1985). Als Archamöben galten die mitochondrienlosen Amöben, wie die Gattung *Entamoeba*, welche zunächst ganz aus der Gruppe der Amoebozoa entfernt und gemeinsam mit anderen mitochondrienlosen Einzellern, wie *Giardia* und *Trichomonas*, in das Taxon der Archaezoa gestellt worden waren, da man annahm, dass diese Organismen vor dem Endosymbiose-Ereignis vom Eukaryotenbaum abgezweigt seien. Man erkannte aber sehr bald, dass sie nicht nur z.T. mitochondriale Proteine aufweisen, sondern, dass sie tatsächlich sogar von einer Doppelmembran umgebene Zellorganellen haben, Hydrogenosomen und Mitosomen, welche, wie man inzwischen weiß, aus Mitochondrien hervorgegangen sind (HACKSTEIN et al. 1999, MÜLLER 1992). Dass diese abgewandelten Zellorganellen bei verschiedensten Organismen ganz unterschiedlicher phylogenetischer Gruppen – und zwar sowohl innerhalb der Unikonta als auch der Bikonta – vorkommen, gilt als weitere Bestätigung dafür, dass es sich hier um abgewandelte Organellen handelt, welche mehrmals in der Evolution unabhängig voneinander entstanden sind. Schließlich wurde das Phylum Amoebozoa 1998 von CAVALIER-SMITH überarbeitet, um nun die nackten und die beschalten lobosen Amöben, die Pelobionten, die Entamöben und die Myzetozoen zu vereinen. Durch molekularbiologische Untersuchungen konnte dann gezeigt werden, dass die Foraminiferen nahe Verwandte der Cercozoa darstellen (KEELING 2001). Im Jahr 2005 wurde von SMIRNOV et al. eine neue Einteilung der lobosen Amöbozoen vorgeschlagen, welche die Amoebozoa in drei Gruppen unterteilte, in die Tubulinea, mit den Amoebidae, den Hartmannellidae, den Leptomyxida, den Arcellinida und der Gattung *Echinamoeba*, die Flabellinea mit den Vannellidae, den Paramoebidae und den Vexilliferidae und die Conosea, welche die Archamöben und die Myzetozoen, die Schleimpilze, enthält.

Auch diese Klassifizierung wurde aber inzwischen bereits wieder überarbeitet – in der Klassifizierung der Amöben sind insgesamt noch zahlreiche Veränderungen zu erwarten. Der Status praesens soll im folgenden Kapitel dargestellt werden.

3. Phylogenie und Klassifikation

Durch das Aufkommen elektronenoptischer und molekularbiologischer Techniken haben sich in der Klassifizierung der Amöben grundlegende Veränderungen ergeben. Früher für taxonomische Zwecke genutzte auffällige Merkmale, wie Mitochondrienlosigkeit oder Fähigkeit zur Fruchtkörper- oder Geißelbildung, werden nun als Ergebnis konvergenter Entwicklungen angesehen. Die alten „Amöben" oder Rhizopoden fallen heute in nicht weniger als drei Phyla (Abb. 5).

Zunächst wurde deutlich, dass eine ganze Gruppe – nämlich die Heterolobosea – sich durch ihre diskoidalen Cristae in den Mitochondrien ganz deutlich von den meisten anderen Rhizopoden unterscheidet. Sie werden deshalb heute gemeinsam mit den Euglenozoa in das Taxon der Discicristata gestellt, welches zum Phylum der Excavata zählt. Auch molekularbiologische Daten unterstützen diese Positionierung.

Der nächste interessante Befund war, dass die mitochondrienlosen Amöben keine monophyletische Gruppe darstellen, sondern dass die Mitochondrienlosigkeit eine sekundäre Anpassung an die anaerobe Umgebung dieser meist parasitischen Arten ist. Schließlich wurde



Kurt Nägler

Kurt Nägler war wissenschaftlicher Mitarbeiter am Königlichen Institut für Infektionskrankheiten zu Berlin. Nägler war ein Schüler von Hartmann, dem zu Ehren er eines seiner Isolate, welches er bei einem Österreich-Aufenthalt aus dem Detritus eines Almtümpels in den Lunzer Bergen isoliert hatte, *Amoeba hartmanni* (heute: *Vahlkampfia hartmanni*) benannte.
In Lunz hielt er sich bei Richard Woltereck und Franz Ruttner auf, welche ihm während seines Aufenthaltes in der biologischen Station zu Lunz ermöglichten, sich mit Rhizopodenstudien zu befassen. Nägler erstellte die erste Übersicht über die kleinen Nacktamöben und fasste die großteils von ihm beschriebenen Arten *Amoeba limax*, *A. froschi*, *A. spinifera*, *A. lacertae* und *A. lacustris* unter dem Begriff „Limax"-Amöben" zusammen, welchen er folgendermaßen definierte: „mit längsgestreckter Gestalt, ohne größere Pseudopodien, in der Größe nicht über 30 µm und der Kern umgeben von einer hellen Kernsaftzone. Die Kernteilungen variieren in Form und Ausbildung der Äquatorialplatten, bald ohne, bald mit deutlichen Chromosomen. Konstant ist die Zentriolenteilung, die die Kernteilung einleitet." Diese Merkmale sind relativ charakteristisch für die heutigen Vahlkampfien, so gibt es auch heute eine *Vahlkampfia limax*, eine *V. froschi* und eine *V. lacustris*. Da er jedoch keine Typussammlung anlegte, ist eine verlässliche Zuordnung der von ihm eingeführten Namen sehr schwierig und zum Teil nicht möglich. 1918 veröffentlichte er sein zentrales Werk: „Am Urquell des Lebens". Das Bild (ca. 1910) stellt die in der Biologischen Station Lunz tätigen Wissenschaftler dar; der stehende Mann in der Mitte ist vermutlich Kurt Nägler. Fotoarchiv Dr. P. Adamicka (Lunz).

für die lobosen Amöben (Lobosea), die parasitischen Entamöben, die Schleimpilze (Mycetozoa) und zahlreiche andere Amöben das Phylum Amoebozoa etabliert. Diese neue Gruppe ist die Schwestergruppe der Opisthokonta, gemeinsam bilden sie die Unikonta. Die Monophylie der Unikonta wurde jüngst durch eine umfangreiche Analyse von Myosin-Subtypen und durch den Vergleich von 23 Gesamt-Genomen bestätigt (Song et al. 2005, Richards & Cavlier-Smith 2005). Durch die Fertigstellung des *Dictyostelium*-Genom-Projekts konnte eindeutig gezeigt werden, dass die Amoebozoa nach den Pflanzen von der Tier-Pilz-Linie abzweigen. *Dictyostelium* ist auch der einzige bekannte Organismus außerhalb der Tiere, der über SH2-Domänen-Phosphotyrosin-Signalling verfügt (Eichinger et al. 2005).

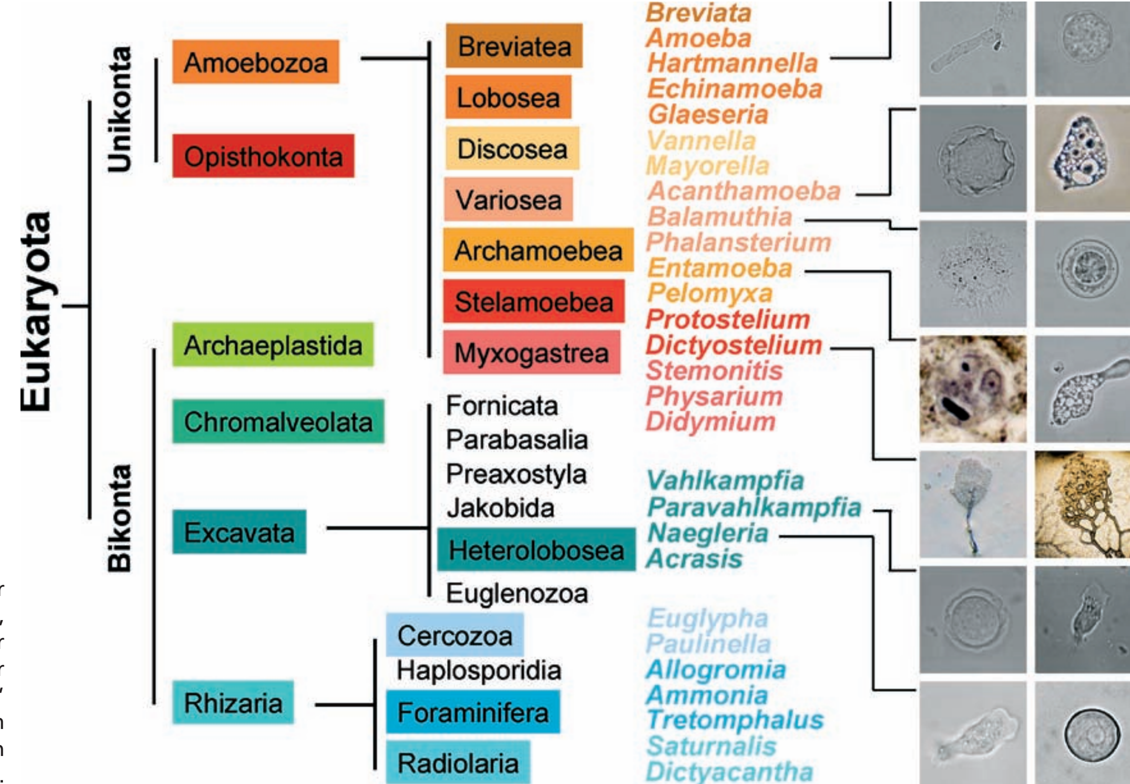


Abb. 5: Exemplarischer Baum der Eukaryota, unter besonderer Berücksichtigung der Taxa, welche „Amöben" enthalten, und der im Text besprochenen Gattungen.

Die lange vermutete, später jedoch verworfene Verwandtschaft der Foraminiferen mit den Radiolarien wurde nun durch molekularbiologische Daten wieder etabliert. Außerdem konnte gezeigt werden, dass beide Gruppen mit den früher als Flagellaten klassifizierten Zerkomonaden und anderen Zerkozoen verwandt sind, und CAVALIER-SMITH schuf 2002 für diese gesamte Gruppe das Phylum Rhizaria.

Die drei Phyla, welchen heute die verschiedenen Amöben zugerechnet werden, sind also die Amoebozoa, die Excavata und die Rhizaria (Tab. 1). Die Phylogenie der verschiedenen Amöben-Taxa bleibt aber trotz molekularer Methoden schwierig, weil die Evolutionsraten in diesen Taxa, insbesondere, wenn parasitische und nicht parasitische Organismen in einer Gruppe vorkommen, ausgesprochen unterschiedlich sind. Dies gilt vor allem für die weitgehend beschleunigt evolvierenden diszikristaten und myxogastrischen Amöbozoen (CAVALIER-SMITH 2004). Dieses Problem wäre nur durch den Vergleich der Genome einer größeren Anzahl von Arten zu umgehen – leider stehen aber derzeit von vielen Organismen aus dieser Gruppe überhaupt keine molekularen Daten zur Verfügung.

Der Eukaryotenbaum steht insgesamt noch auf einem sehr wackeligen und vor allem wurzellosen Stamm. Die gängigste Theorie ist, dass unmittelbar nach der Entstehung des ersten Eukaryoten eine Aufspaltung in Unikonta und Bikonta erfolgt ist. Wann dieses Ereignis stattgefunden hat, ist allerdings noch unklar, zumal nicht einmal Einstimmigkeit über die Frage besteht, ob die Entstehung der Eukaryoten mit dem Endosymbioseereignis verknüpft ist, oder ob es eine Periode mitochondrienloser Eukaryoten in der Evolution gegeben hat. Die Ansichten und Schätzungen bewegen sich im Bereich zwischen 1-2 Milliarden Jahren (KNOLL et al. 2006). Eine rezente Studie hat außerdem noch zwei vollkommen andere Möglichkeiten aufgezeigt: einmal könnten die Excavata (oder ein Teil der Excavata) die Schwestergruppe des gesamten Restes der Eukaryota darstellen, zum anderen gibt es aber auch Argumente, die Opisthokonta als Schwestergruppe aller übrigen Eukaryota anzunehmen (ARISUE et al. 2004). Wenn eine dieser beiden Überlegungen richtig ist, so führt dies zum Zerfall der Uni- bzw. Bikonten. Ob ein phylogenetischer Baum mit dichotomen Aufspaltungen überhaupt ein adäquates Mittel ist, die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Lebewesen in den frühen Phasen der Evolution darzustellen, wird zusehends mehr und mehr in Frage gestellt, da man heute weiß, dass die rezenten Organismen einen erheblichen Anteil ihres Genoms über lateralen Gentransfer akquiriert haben.

3.1. Unikonta

3.1.1. Amoebozoa

In dem Phylum Amoebozoa werden die früher als Lobosea (im Deutschen auch Lappenfüßler) bezeichneten Amöben mit den Schleimpilzen und verschiedenen anderen amöboiden Taxa vereint.

Morphologisch ist diesen Taxa gemein, dass sie amöboide Stadien mit flachen, meist lobosen Pseudopodien aufweisen und dass diese nicht eruptiv an der Zelloberfläche entstehen. Außerdem haben sie durchwegs tubuläre Cristae in den Mitochondrien, was vermutlich ein synapomorphes Merkmal darstellt. Die Amoebozoa haben keine inneren Versteifungen durch Mikrotubuli – sie bewegen sich ausschließlich mit Hilfe ihres Aktomyosin-Skeletts. Falls sie überhaupt Mikrotubuli aufweisen, sind diese nicht zu Bündeln organisiert. Die meisten haben auch kein begeißeltes Stadium – wenn eines vorliegt ist, so weist dieses in der Regel nur ein Kinetosom und eine einzelne Geißel auf. Einige Taxa sind zur Schalenbildung befähigt, wobei die Schale entweder aus agglutiniertem Fremd-Material (Kalk oder Silikat) oder aus abgeschiedenem, oft beweglichem Protein-Material aufgebaut sein kann. Die Art oder Zusammensetzung der Schale ist allerdings kein valides taxonomisches Merkmal, auch wenn man annimmt, dass frühe Vertreter dieser Amöben ihre Schale aus agglutiniertem organischem oder anorganischem Material aus der Umgebung aufgebaut haben, und erst höher evolvierte Organismen angefangen haben, selbst Schalen abzusondern, indem sie Bausteine ihrer Beuteorganismen recycelt haben. Die primitivere Linie der Arcellinida hat eine terminale Schalen-Öffnung, während offenbar eine ventrale Öffnung ein abgeleitetes Merkmal darstellt (NIKOLAEV et al. 2005). MEISTERFELD (2002) teilt die Arcellinida in drei Gruppen, die Arcellinina (membranöse Schale), die Difflugiina (Schale aus Fremdkörpern, Plättchen oder Schuppen) und die Phryganellina (Schale aus silikatischem Material, konische Pseudopodien). Auch viele Nacktamöben (die früheren Gymnamoebae) haben eine Schicht von Schuppen oder einen dünnen organischen „Mantel", so genannte Glykostyle oder eine Glykokalyx. SMIRNOV und GOODKOV legten 1999 eine Unterteilung der Gymnamoebae in 19 Morphotypen vor: Polytactic, Orthotactic, Palmate, Monotactic, Rhizomonotactic, Striate, Rugose, Lingulate, Lanceolate, Spineolate, Fan-shaped, Mayorellian, Dactylopodial, Paramoebian, Flabellate, Paraflabelluli-an, Vexilliferian, Acanthopodian, Reticulate, wobei sie aber betonen, dass diese Einteilung keine taxonomische Klassifizierung darstellen soll.

Die Schleimpilze verfügen im Unterschied zu den anderen Amöbozoen über sexuelle Fortpflanzung und liegen außerdem am Übergang zur Vielzelligkeit. Man

Tab. 1: Aktualisierte Klassifizierung der „Amöben" (modifziert nach ADL et al. 2005; Klassifizierung der Amoebozoa nach CAVALIER-SMITH et al. 2004, NIKOLAEV et al. 2005, SMIRNOV et al. 2005).

Eukaryota

Unikonta

Phylum **AMOEBOZOA** LÜHE, 1913, sensu CAVALIER-SMITH, 1998

SUBPHYLUM PROTAMOEBAE CAVALIER-SMITH, 2004

BREVIATEA CAVALIER-SMITH, 2004

Breviata anathema WALKER & DACKS & EMBLEY, 2006

LOBOSEA CARPENTER, 1861, sensu CAVALIER-SMITH et al., 2004

Familie Amoebidae EHRENBERG, 1838
Familie Hartmannelidae VOLKONSKY, 1931
Familie Echinamoebidae PAGE, 1975
Familie Flabellulidae BOVEE, 1970
Familie Leptomyxidae (PUSSARD & PONS, 1976) PAGE, 1987
Familie Copromyxidae OLIVE & STOIANOVITCH, 1975
Familie Microcoryciidae DE SAEDELEER, 1934
Familie Microchlamyiidae OGDEN, 1985
Familie Arcellidae EHRENBERG, 1832
Familie Difflugiidae (WALLICH, 1864) AWERINTZEW, 1906
Familie Centropyxidae (JUNG, 1942) DEFLANDRE, 1953
Familie Trigonopyxidae LOEBLICH & TAPPAN, 1964
Familie Lamtopyxidae BONNET, 1974
Familie Distomatopyxidae BONNET, 1970
Familie Plagiopyxidae BONNET & THOMAS, 1960
Familie Paraquadrulidae DEFLANDRE, 1953
Familie Lesquereusiidae JUNG, 1942
Familie Hyalospheniidae SCHULZE, 1877
Familie Heleoperidae JUNG, 1942
Familie Nebelidae TARÁNEK, 188
Familie Phryganellidae JUNG, 1942
Familie Cryptodifflugiidae RHUMBLER, 1923

DISCOSEA CAVALIER-SMITH, 2004

Familie Vannellidae BOVEE, 1979
Familie Multiciliidae POCHE, 1913, sensu CAVALIER-SMITH et al., 2004
Familie Vexilliferidae PAGE, 1987
Familie Paramoebidae POCHE, 1913
Familie Cochliopodiidae DE SAEDELEER, 1934
Familie Thecamoebidae (SCHAEFFER, 1926) SMIRNOV & GOODKOV, 1993

VARIOSEA CAVALIER-SMITH, 2004

Familie Phalansteriidae KENT, 1880, sensu CAVALIER-SMITH et al., 2004
Familie Acanthamoebidae SAWYER & GRIFFIN, 1975
Familie Balamuthiidae CAVALIER-SMITH et al., 2004
Familie Gephyramoebidae PUSSARD & PONS, 1976
Familie Filamoebidae CAVALIER-SMITH et al., 2004
Familie Stereomyxidae GRELL, 1975

SUBPHYLUM Conosa CAVALIER-SMITH, 1998
ARCHAMOEBAE CAVALIER-SMITH, 1983, sensu CAVALIER-SMITH, 1998

ARCHAMOEBEA CAVALIER-SMITH, 1983

Familie Pelomyxidae SCHULZE, 1977
Familie Entamoebidae CHATTON, 1925
Familie Mastigamoebidae GOLDSCHMIDT, 1907
Familie Endolimacidae CAVALIER-SMITH et al., 2004

MYCETOZOA De Bary, 1873, sensu Cavalier-Smith, 1998

STELAMOEBEA Cavalier-Smith, 2004

Familie Protosteliidae Olive & Stoianovitch, 1966
Familie Cavosteliidae Olive & Stoianovitch, 1964
Familie Acytosteliidae Raper & Quinlan, 1958
Familie Dictyosteliidae Rostafinski, 1975

MYXOGASTREA Fries, 1829, sensu Cavalier-Smith, 2004

Familie Ceratiomyxidae Schröter, 1889
Familie Echinosteliidae Rostafinski, 1973
Familie Clastodermidae Alexopoulos & Brooks, 1971
Familie Dianemidae Macbride, 1899
Familie Trichiidae Rostafinski, 1873
Familie Stemonitidae Rostafinski, 1873
Familie Elaeomyxidae Hagelstein, 1982
Familie Physaridae Rostafinski, 1873
Familie Didymiidae Rostafinski, 1873

Phylum **OPISTHOKONTA** Cavalier-Smith, 1987, sensu Adl et al., 2005

FUNGI Linnaeus, 1758, sensu Cavalier-Smith, 1987
METAZOA Haeckel, 1874

BIKONTA

Phylum **ARCHAEPLASTIDA** Adl et al., 2005

GLAUCOPHYTA Skuja, 1954
RHODOPHYTA Wettstein, 1901
CHLOROPLASTIDA Adl et al., 2005

Phylum **CHROMALVEOLATA** Adl et al., 2005

CRYPTOPHYTA Cavalier-Smith, 1986
HAPTOPHYTA Hibberd, 1976, sensu Edvardsen & Eikrem, 2000
STRAMENOPILES Patterson, 1989, sensu Adl et al., 2005
ALVEOLATA Cavalier-Smith, 1991

Phylum **EXCAVATA** Cavalier-Smith, 2002, sensu Simpson, 2003

FORNICATA Simpson, 2003
MALAWIMONADIDAE O'kelly & Nerad, 1999
PARABASALIA Honigberg, 1973
PREAXOSTYLA Simpson, 2003
JAKOBIDA Cavalier-Smith, 1993, sensu Adl et al. 2005
HETEROLOBOSEA Page & Blanton, 1985

Familie Vahlkampfiidae Jollos, 1917
Familie Gruberellidae Page & Blanton, 1985
Familie Acrasidae Poche, 1913

EUGLENOZOA Cavalier-Smith, 1981, sensu Simpson, 1997

Phylum **RHIZARIA** Cavalier-Smith, 2002

CERCOZOA Cavalier-Smith, 1987, sensu Adl et al., 2005
CERCOMONADIDA Poche, 1913

Familie Cercomonadidae (Kent, 1880) Mylnikov & Karpov, 2004
Familie Heteromitidae (Kent, 1880) Mylnikov & Karpov, 2004

SILICOFILOSEA Adl et al. 2005

Ordnung Thaumatomonadida Shirkina, 1987
Ordnung Euglyphida (Copeland, 1956) Cavalier-Smith, 1997

CHLORARACHNIOPHYTA Hibberd & Norris, 1984

PHYTOMYXEA Cavalier-Smith, 1998
PHAEODAREA Haeckel, 1879
Familie Phaeosphaeridae Cachon-Enjumet, 1961
Familie Phaeodinidae Cachon-Enjumet, 1961
Familie Atlanticellidae Cachon-Enjumet, 1961
Familie Aulacanthidae Haeckel, 1887
Familie Astracanthidae Haeckel, 1887
Familie Aulosphaeridae Haeckel, 1887
Familie Cannosphaeridae Haeckel, 1887
Familie Sagosphaeridae Haeckel, 1887
Familie Castanellidae Haeckel, 1887
Familie Circoporidae Haeckel, 1887
Familie Tuscaroridae Haeckel, 1887
Familie Porospathidae Borgert, 1900
Familie Polypyramidae Reschetnjak, 1966
Familie Challengeridae Murray, 1885
Familie Medusettidae Haeckel, 1887
Familie Lirellidae Loeblich & Tappan, 1961
Familie Concharidae Haeckel, 1887
Familie Coelodendridae Haeckel, 1887

NUCLEOHELEA Cavalier-Smith, 1993
Familie Clathrulinidae Claus, 1874
Ordnung Gymnosphaerida (Poche, 1913) Mikrjukov, 2000

GROMIIDA Claparede & Lachmann, 1859
HAPLOSPORIDIA Caullery & Mesnil, 1899
FORAMINIFERA d'Orbigny, 1826

Ordnung Allogromiida Loeblich & Tappan, 1961
Ordnung Astrorhizida Brady, 1881
Ordnung Textulariida Delage & Herouard, 1896
Ordnung Silicoloculinida Resig, Lowenstam, Echols & Weiner, 1980
Ordnung Robertinida Loeblich & Tappan, 1984
Ordnung Carterinida Loeblich & Tappan, 1981
Ordnung Spirillinida Hohenegger & Piller, 1975
Ordnung Miliolida Delage & Herouard, 1896
Ordnung Lagenida Delage & Herouard, 1896
Ordnung Rotaliida Delage & Herouard, 1896
Ordnung Globigerinida Delage & Herouard, 1896

RADIOLARIA Müller, 1858, sensu Adl et al., 2005
POLYCYSTINEA Ehrenberg, 1838, sensu Haeckel, 1887
Ordnung Spumellaria Ehrenberg, 1875
Ordnung Nassellaria Ehrenberg, 1875

STICHOLONCHE Hertwig, 1877
ACANTHARIA Müller, 1858, Haeckel, 1881, sensu Mikrjukov, 2000
Ordnung Holacanthida Schewiakoff, 1926
Ordnung Symphyacanthida Schewiakoff, 1926
Ordnung Chaunacanthida Schewiakoff, 1926
Ordnung Arthracanthida Schewiakoff, 1926
HELIOZOA Haeckel, 1866, sensu Margulis, 1974
Ordnung Actinophryida Hartmann, 1913
(Ordnung Centrohelida Kühn, 1926)
Ordnung Desmothoracida Hertwig & Lesser, 1874
Ordnung Gymnosphaerida Poche, 1913

nimmt jedoch für die Entwicklung der Vielzelligkeit bei Schleimpilzen und Tieren eine konvergente Entwicklung an. Zelluläre Schleimpilze (z. B. Dictyosteliidae) bilden ein Pseudoplasmodium – eine koordinierte Ansammlung von Einzelindividuen, azelluläre Schleimpilze (Protosteliidae und Myxogastrea) bilden echte Plasmodien, vielkernige Riesenzellen. Die Myxogastrea weisen zusätzlich noch ein Flagellaten-Stadium auf. Die Pseudoplasmodien oder Plasmodien können von einer extrazellulären Matrix aus Proteinen und Zellulose umgeben sein und sich wie ein großer Organismus verhalten. Das Plasmodium der gelb gefärbten myxogastrischen Art *Physarum polycephalum* („Lohblüte") kann mehr als 2 m^2 Fläche bedecken. In Mexiko sind gegrillte Schleimpilze unter der Bezeichnung „caca de luna" als Delikatesse bekannt. Alle Schleimpilze bilden pilzartige Fruchtkörper aus, weshalb man sie auch früher zeitweilig unter die Pilze reihte. Einige Arten haben sogar wie echte Pilze chitinhaltige Zellwände. Die länglichen Sporen sind gegen Hitze und Austrocknung resistent und in der Lage, unter geeigneten Umweltbedingungen wieder als Einzeller auszukeimen. Derzeit sind innerhalb der Schleimpilze etwa 1.000 verschiedene Arten beschrieben. Molekulare Daten unterstützen allerdings keines der gängigen Klassifizierungsschemata, es hat sich gezeigt, dass zahlreiche Familien und sogar Genera keine Monophyla darstellen (SWANSON et al. 2002).

Auch wenn die Monophylie der Amöbozoen inzwischen als gesichert gilt (CAVALIER-SMITH et al. 2004, FAHRNI et al. 2003, NIKOLAEV et al. 2005, SMIRNOV et al. 2005), so ist die Diversität innerhalb der Amoebozoa doch ausgesprochen hoch. Ein Vergleich der Genome von *Dictyostelium* und *Entamoeba* hat gezeigt, dass die Divergenz zwischen diesen beiden Amöbozoen wesentlich größer ist als jene zwischen Tieren und Pilzen. Nur 42 der 1.500 orthologen Gen-Familien von *Entamoeba* und *Dictyostelium* sind tatsächlich für die Amoebozoa charakteristisch. Allerdings haben beide Genome einen ausgesprochen hohen (A+T)-Gehalt (>75 %), und beide haben einen sehr hohen Anteil an horizontalem Gen-Transfer und Transposon-Ereignissen. Ein besonders interessantes Merkmal ist die so genannte FNIP-Protein-Domäne, welche bisher nur bei *Dictyostelium*, *Entamoeba* und bei dem die Akanthamöben befallenden Mimivirus gefunden wurde. Interessanterweise fehlen sowohl *Dictyostelium discoideum* als auch *Acanthamoeba castellanii* essentielle tRNAs in ihren mitochondrialen Genomen, was bisher nur von diesen beiden Organismen bekannt ist.

3.2. Bikonta

3.2.1. Excavata

Die Heterolobosea sind durch eine auffallend eruptive Fortbewegung gekennzeichnet. Sie haben in der Regel nur ein Pseudopodium, welches bruchsackartig aus dem Zytoplasma hervorquillt und nichts mit den Pseudopodien der Amoebozoa zu tun hat. Außerdem weisen die meisten Heterolobosea ein zusätzliches zwei- oder viergeißeliges Flagellatenstadium auf. Typisch sind weiters die flachen, meist scheibenförmigen Cristae in den Mitochondrien. Die Heterolobosea teilen sich über einfache, ungeschlechtliche Zweiteilung mit geschlossener Orthomitose.

Die drei großen Gruppen innerhalb der Heterolobosea sind die Vahlkampfiidae, die Gruberellidae und die Acrasidae. Die Divergenz innerhalb der Vahlkampfiidae ist allerdings erheblich, beispielsweise vermutet man eine Abzweigung der Näglerien von den restlichen Vahlkampfiidae vor womöglich bereits 1 Millliarde Jahren (HINKLE & SOGIN 1993). Die Acrasidae produzieren Sporen für die Verbreitung und können zu einem Pseudoplasmodium aggregieren, aus welchem Fruchtkörper ohne Stiel entstehen.

3.2.2. Rhizaria

Zu den Rhizaria gehören neben den nicht amöboiden Zerkomonaden die Foraminifera und die Radiolaria, welche beide eher fadenförmige Filopodien oder verzweigte Retikulopodien aufweisen. Die Foraminiferen und die Radiolarien einschließlich der Heliozoa haben zumeist eine Schale bzw. ein Skelett. Innere Aussteifungen durch Mikrotubuli (Axopodien) sind bei den Rhizaria weit verbreitet. Sowohl die Schalenformen als auch die Art der Pseudopodien werden nach wie vor für taxonomische Zwecke herangezogen.

Bei den Foraminifera handelt es sich um die häufigsten marinen Evertebraten (nur ganz wenige Arten haben sich an ein Leben im Süßwasser angepasst). Über 40.000 Arten wurden beschrieben, davon sind allerdings viele rein fossil. Die ältesten fossilen Belegexemplare von Foraminiferen mit agglutinierten Schalen stammen aus dem frühen Kambrium vor etwa 560 Millionen Jahren. 1839 wurden die Foraminifera von d'ORBIGNY als eigene Klasse anerkannt. Charakterisiert sind sie durch eine organische und/oder mineralisierte Schale, welche zumeist durch Septen in Kammern unterteilt ist. Es gibt allerdings auch einige unbeschalte Arten. Foraminiferen sind etwa 100-1.000 µm, große Arten erreichen sogar bis zu 19 cm im Durchmesser. Die Pseudopodien können in der Länge ein Vielfaches des Schalendurchmessers erreichen. Die Foraminifera werden im Wesentlichen anhand der Form und Anzahl der Kammern in 11 rezente Ordnungen unterteilt. Grundsätzlich nimmt man an, dass die beschal-

ten Arten aus unbeschalten Arten hervorgegangen sind. Diese wiederum könnten von älteren Arten mit einfachen organischen Hüllen, vergleichbar jener der rezenten *Allogromia*, abstammen (TAPPAN & LOEBLICH 1988). Die Foraminifera haben tubuläre Cristae in den Mitochondrien und sind außerdem zur sexuellen Vermehrung befähigt; sie besitzen zweigeißelige Gameten.

Die Radiolarien sind erstmals im Präkambrium (vor über 600 Millionen Jahren) aufgetreten und sind heute vom Äquator bis zu den Polarkreisen verbreitet. Es gibt etwa 30.000 fossile und 4.000 rezente beschriebene Arten. Radiolarien sind ausschließlich marin und leben entweder solitär oder in Kolonien. Ihr Skelett besteht aus 1-3 gitterartigen Silikatschalen, welche wunderschöne Ornamente aufweisen (Abb. 4). Die Form des Skeletts ist das wesentliche taxonomische Kriterium. Das Endoplasma ist in eine bis zu 1 µm dicke Kapsel aus mehreren Mukoprotein-Lagen eingeschlossen. Das Ektoplasma, welches lange zytoplasmatische Ausläufer bilden kann (sie können innerhalb weniger Minuten mehrere Mikrometer wachsen), beinhaltet oft endosymbiontische Algen. Die Axopodien sind durch Mikrotubuli verstärkt, wobei bis zu mehrere hundert Mikrotubuli durch Brücken miteinander verbunden sein können. Mikrotubuli sind, ähnlich wie die Myosine, bereits sehr früh in der Eukaryotenevolution entstanden. Die Kolonien-bildenden Radiolarien-Arten gehören zu den größten planktonischen Einzellern. Da eine Kultivierung der Radiolarien nur selten gelingt, gibt es von den meisten Arten kaum zellbiologische oder molekularbioloigsche Daten. Es ist auch bis heute nicht geklärt, ob Radiolarien über sexuelle Vorgänge verfügen. Sie sind jedenfalls sowohl zu binären als auch zu multiplen Teilungen und auch zur Knospung befähigt.

Die Heliozoa unterscheiden sich von den übrigen Radiolarien durch das Fehlen der zentralen Kapseln und der Skelettelemente. Zunächst teilte man die Heliozoa in vier Ordnungen, die Actinophryida, die Centrohelida, die Desmothoracida und die Gymnosphaerida, später erkannte man aber, dass die Centrohelida eine unabhängige Linie bilden, vermutlich in Verwandtschaft zu den Rhodophyten. Beide haben scheibenförmige Cristae in den Mitochondrien, und beide weisen in keinem Stadium begeißelte Formen auf. Auch Axopodien sind also vermutlich durch konvergente Evolution entstanden.

4. Das Artproblem bei „Amöben"

Taxonomie basiert u.a. auf der Übereinkunft, eine bestimmte Gruppe von Lebewesen mit einem bestimmten Namen zu versehen. Ein grundsätzliches Problem besteht bereits darin, dass Nomenklaturen somit eine stabile Gemeinschaft voraussetzen, dass aber in Wirklichkeit alle Lebewesen ununterbrochen evolvieren. Bei den Amöben kommt außerdem hinzu, dass sich eine Gruppe oft nur schwer definieren lässt, da sie weder morphologisch noch biologisch klar abzugrenzen ist. Zunächst dominierte das morphologische Artkonzept, und es wurden alle Organismen, die man morphologisch nicht voneinander unterscheiden konnte, in eine Art gestellt. Naturgemäß hat dies, wie man heute durch molekularbiologische Untersuchungen weiß, bei vielen Amöben zu spektakulären „Missklassifizierungen" geführt. Ernst MAYR (1969) definierte eine Art als „Fortpflanzungsgemeinschaft" (biologisches Artkonzept) und folgerte deshalb: „Bakterien haben keine Arten." Dasselbe könnte man nun allerdings auch von den meisten Amöben sagen, nämlich von all jenen, welche sich ausschließlich asexuell fortpflanzen.

Typisch für die Amöben ist die Zweiteilung – im Gegensatz zur sexuellen Vermehrung führt diese asexuelle Vermehrung zu einer Nachkommenschaft, die mit der Mutterzelle genetisch identisch ist. Die Mutterzelle rundet sich ab oder wird flächig und durchläuft eine mitotische Teilung, aus welcher schließlich zwei Tochterzellen hervorgehen. Zellfusion (ohne Rekombination) tritt allerdings auch bei asexuellen Amöben sehr häufig auf, und bei bestimmten Amöben, wie der großen mehrkernigen *Pelomyxa palustris*, kommt es zu multiplen Teilungen, z.T. auch ohne vorhergehende Kernteilung – die Zahl der Kerne kann dann später noch zunehmen. Bei den beschalten Amöben wird vor der Zellteilung ein Teil des Zytoplasmas aus der Öffnung herausgestülpt und bildet eine neue Schale. Bei den Heliozoen ist die Teilung ähnlich, jedoch ist die Teilungsebene in der Regel nicht determiniert, da die Heliozoen radiärsymmetrisch sind.

Viele Amöben alternieren allerdings zwischen asexueller und sexueller Vermehrung, wobei sie sich in der Regel in einer stabilen Umgebung, an welche die Art gut angepasst ist (hier ist eine schnelle und einfache Teilung mit identen Tochterzellen von Vorteil), asexuell vermehren, während unter Stress-Bedingungen sexuelle Vermehrung stattfindet. So auch die Mycetozoa: In einem typischen Zyklus entlässt ein Gamont zahlreiche begeißelte Gameten, welche immer in Paaren zu einer Zygote verschmelzen. In der darauf folgenden agamonten Phase kommt es zu wiederholten asexuellen Teilungen, bis schließlich die Agamonten eine multiple zytoplasmatische Teilung beginnen, aus der dann wieder ein Gamont hervorgeht. Auch die Foraminiferen weisen einen typischen Generationswechsel auf. Während der asexuellen Phase kommt es zur meiotischen Teilung, aus der haploide Tochterzellen hervorgehen. Diese wachsen dann zu Gamonten heran, welche wiederum – durch mitotische Teilung – haploide Gameten produzieren. Die Gameten können begeißelt und

freischwimmend oder aber amoeboid sein. Sie verlassen die Schale und verschmelzen zu diploiden, sich asexuell vermehrenden Agamonten.

Ob es nicht doch auch bei asexuellen Amöben-Arten irgendwelche sexuellen Vorgänge gibt, ist umstritten. Nägler schreibt in seinen „Entwicklungsgeschichtliche[n] Studien über Amöben" (1909): „Als Auslösungs- und Anpassungserscheinung an äußere Faktoren ist auch die Enzystierung aufzufassen, mit der Hand in Hand oft geschlechtliche Vorgänge sich abspielen, die aber sicherlich ursprünglich mit der Enzystierung in keinem kausalen Zusammenhange stehen. Vielmehr sind sie erst nachträglich in die Zyste verlegt worden, weil wir ja hier ein Stadium der Ruhe vor uns haben, so dass sie sich hier ungestörter vollziehen können." Und zwar beschreibt er die sexuellen Vorgänge bei Amöben als Autogamie. Diese besteht in der Verschmelzung zweier Gametenkerne eines und desselben Individuums nach vorangehender Teilung des Geschlechtskernes in zwei Gametenkerne mit anschließender Reduktion. Davon unterscheidet er die agametische Zweiteilung, bei der sich beide Kerne gleichzeitig teilen, wobei sich die Teilungsfiguren im Verlauf der Teilung kreuzen, sodass jedes Tochterindividuum von jedem Kern eine Hälfte erhält. Bereits 1912 meinte Alexeieff, dass die verschiedenen sexuellen Vorgänge (Autogamie und Heterogamie) bei „Limax-Amöben" mit größter Vorsicht behandelt werden müssen. Auch wenn bis heute nicht eindeutig bewiesen werden konnte, ob hierbei tatsächlich eine Kernverschmelzung stattfindet, so wurde doch inzwischen mehrfach bestätigt, dass es bei manchen Amöben innerhalb der Zysten zur Zellverschmelzung kommt (z. B. bei *Sappinia diploidea*). Nägler sind jedenfalls zwei ganz wesentliche Entdeckungen der Amöbenforschung zu verdanken. Erstens erkannte er das Fehlen typischer Chromosomen bei vielen Protozoen: „Überhaupt müssen wir zunächst sehr vorsichtig sein mit dem Begriff „Chromosom" bei der Kernteilung der Protisten, der sich wohl kaum ganz mit dem bei den Metazoen üblichen decken wird." Außerdem hat er bereits erkannt, dass sich die Teilungsvorgänge bei den unterschiedlichen Amöben grundlegend unterscheiden. Er etablierte den Begriff „Promitose", der heute noch als taxonomisches Merkmal charakteristisch für die Heterolobosea und als Unterscheidungskriterium zu den sich mitotisch teilenden Amoebozoa gewertet wird.

Die Entstehung der Sexualität ist nach wie vor ungeklärt. Cavalier-Smith etwa vertritt die Ansicht, dass die Sexualität bereits ganz zu Beginn der Eukaryotenevolution entstanden ist (Cavalier-Smith 2002). Er sieht die Entstehung der Eukaryota als abhängig von dem Auftreten von Glykoproteinen statt Peptidoglykan, wodurch erstmals Zellverschmelzung möglich wurde – die Meiose musste dann gleichsam als Folgeschritt entstehen, um akzidentelle Polyploidie auszugleichen. Und zwar nimmt Cavalier-Smith an, dass die Meiose nur ein einziges Mal entstanden ist, und dass all jene eukaryotischen Organismen, die heute nicht über sexuelle Vorgänge verfügen, diese sekundär verloren bzw. reduziert haben. Dafür spräche auch, dass bei der sich asexuell vermehrenden *Entamoeba histolytica* ein weitgehend vollständiges Paket der Gene, welche für die Meiose notwendig sind, nachgewiesen werden konnte. Einige dieser Gene wurden sogar bei der sich ebenfalls asexuell vermehrenden und im Eukaryotenbaum noch niedriger angesiedelten *Giardia lamblia* gefunden.

Im Folgenden soll das Artproblem bei Amöben am Beispiel von drei Gruppen aufgezeigt werden.

4.1. Die freilebenden Akanthamöben

Akanthamöben kommen weltweit ubiquitär vor und sind die Erreger der *Acanthamoeba*-Keratitis, der *Acanthamoeba*-Hautläsionen, der *Acanthamoeba*-Pneumonie und der Granulomatösen Amöbenenzephalitis (GAE).

Akanthamöben weisen zwei verschiedene Stadien auf, ein Trophozoiten- und ein extrem widerstandsfähiges Zystenstadium. Die Trophozoiten sind typischerweise flach, etwa 15-45 µm groß und haben an der Zelloberfläche hyaline Fortsätze, die so genannten Akanthopodien. Die doppelwandigen Zysten sind sternförmig, polygonal oder rund, etwa 10-25 µm groß und weisen charakteristische Poren auf, welche mit einem Operculum verschlossen sind.

Eine erste – später als *Vahlkampfia* reklassifizierte und heute zu den Akanthamöben zu stellende – Spezies wurde von Nägler 1909 als *Amoeba albida* beschrieben (Abb. 6A): „die Pseudopodien sind dünn und verjüngen sich stark nach ihren Enden zu", „die Bewegung ist langsam", „die Zysten sind etwa im Durchschnitt 15 µ groß… und nehmen die Form eines fünf – mehrstrahligen Sterns an". Puschkarew beschrieb dann 1913 die „vielfressende" *Hartmannella polyphagus* [sic!], und er vermerkte bereits, dass diese Amöbe ausgesprochen widerstandsfähige Zysten aufweist und über die Luft verbreitet werden kann. 1930 isolierte Sir Aldo Castellani in Oxford eine freilebende Amöbe aus einer Kultur von *Cryptococcus pararoseus*, welche von Douglas in die Gattung *Hartmannella* gestellt wurde und Castellani zu Ehren *Hartmannella castellanii* genannte wurde. Volkonsky erkannte die Diversität der Gattung *Hartmannella* und spaltete diese in drei Gattungen auf – er schuf die zwei neuen Gattungen *Glaeseria* und *Acanthamoeba*. In letztere stellte er die Arten *Acanthamoeba* (*Amoeba*) *gleichenii* (Dujardin, 1841) Dangeard, 1910, *A.* (*Amoeba*) *hyalina*

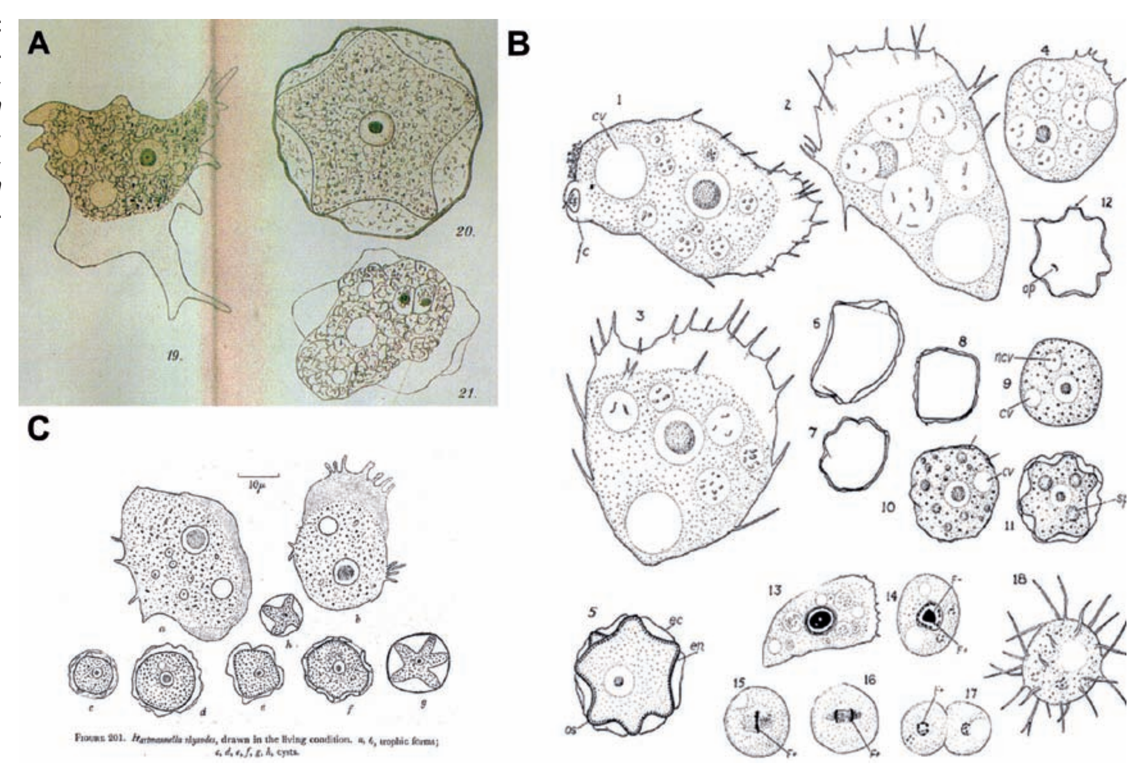


Abb. 6: Akanthamöben: A. *Amoeba albida* (Figs. 19-20, NÄGLER 1909), B. *Acanthamoeba castellanii* (Figs. 1-17, PAGE 1967), C. *Hartmannella rhysodes* (SINGH 1952).

(DANGEARD, 1900) DOBELL & O'CONNOR, 1921, A. (*Amoeba*) *chattoni* DANGEARD, 1910, A. (*Amoeba*) *lawesiana* GOODEY, 1916, A. (*Amoeba*) *gallopavonis* WALKER, 1908, *A. intestinalis* WALKER, 1908 und die oben erwähnten Arten A. (*Hartmannella*) *polyphagus* und A. (*Hartmannella*) *castellanii*. Da aber auch diese Zusammenstellung noch immer ein buntes Gemisch verschiedenster Organismen war, definierte PAGE (1967) die Gattung *Acanthamoeba* neu, und zwar mit den Arten *A. polyphaga*, *A. castellanii* (Abb. 6B), *A. astronyxis* RAY & HAYES, 1954 und A. (*Mayorella*) *palestinensis* REICH, 1933. Die von SINGH bereits 1952 beschriebene *Hartmannella rhysodes* (Abb. 6C), ebenso wie *Hartmannella culbertsoni* SINGH & DAS, 1970, wurden allerdings erst 1972 von GRIFFIN als Akanthamöben reklassifiziert – womit die Gattung nun schlagartig von humanmedizinischem Interesse war, denn *A. culbertsoni* war damals der einzige als pathogen angesehene Vertreter der Gattung.

Heute sind insgesamt mehr als 20 *Acanthamoeba*-Arten beschrieben (siehe unten), allerdings ist die Validität dieser Arten heftig umstritten, nicht zuletzt weil nur wenige Arten durch molekularbiologische Daten unterstützt werden. Zudem basiert die Arteinteilung derzeit fast ausschließlich auf morphologischen Merkmalen – und diese variieren innerhalb einer Art, und sogar innerhalb eines Klons oft erheblich (vergleiche auch Abb. 6). PUSSARD und PONS (1977) teilten die Akanthamöben anhand ihrer Zystenmorphologie in drei große Gruppen (I-III), welche – im Unterschied zu den Spezies – (zumindest im Wesentlichen) auch molekularbiologischen Untersuchungen standhalten. Durch Sequenzvergleich des Gens für die kleine ribosomale Untereinheit wurden inzwischen 15 Genotypen etabliert (T1-T15) (GAST et al. 1996, STOTHARD et al. 1998); nahezu alle klinischen Isolate fallen in den

Beschriebene *Acanthamoeba*-Arten.

I	II	III
A. tubiashi LEWIS & SAWYER, 1979	*A. lugdunensis* PUSSARD & PONS, 1977	*A. culbertsoni* (SINGH & DAS, 1970)
A. astronyxis (RAY & HAYES, 1954)	*A. castellanii* (DOUGLAS, 1930)	*A. lenticulata* MOLET & ERMOLIEFF-BRAUN, 1976
A. comandoni PUSSARD, 1964	*A. rhysodes* (SINGH, 1952)	*A. gigantea* SCHMOLLER, 1964
	A. mauritaniensis PUSSARD & PONS, 1977	*A. jacobsi* SAWYER, NERAD & VISVESVARA, 1992
	A. polyphaga (PUSCHKAREW, 1913)	*A. stevensoni* SAWYER, NERAD, LEVIS & MCLAUGHLIN, 1993
	A. griffini SAWYER, 1971	
	A. quina PUSSARD & PONS, 1977	*A. pearcei* NERAD, SAWYER, LEVIS & MCLAUGHLIN, 1995
	A. divionensis PUSSARD & PONS, 1977	
	A. triangularis PUSSARD & PONS, 1977	*A. healyi* MOURA, WALLACE & VISVESVARA, 1992
	A. hatchetti SAWYER, VISVESVARA & HARKE, 1977	
	A. palestinensis (REICH, 1933)	
	A. royreba WILLAERT, STEVENS & TYNDALL, 1978	

Genotyp T4, allerdings enthält dieser Sequenztyp auch zahlreiche apathogene Stämme. Da auch die meisten *A. castellanii*-Stämme und der Typusstamm von *A. castellanii*, der „Castellani"-Stamm, diesen Genotyp aufweisen, haben GAST und Kollegen vorgeschlagen, alle T4-Stämme als *A. castellanii* zu reklassifizieren. Leider existiert von fast keiner der anderen beschriebenen *Acanthamoeba*-Arten ein Typusstamm, und außerdem weisen auch nahezu alle verfügbaren *A. polyphaga*- und *A. rhysodes*-Stämme T4 auf, sodass eine rigorose Reklassifizierung zu erwarten ist. Die Sequenzdissimilaritäten zwischen den Groß-Gruppen sind ohnehin beträchtlich und würden eigentlich eine Unterteilung in mehrere Genera erfordern. So liegen sie beim grundsätzlich sehr konservierten SSU rRNA-Gen zwischen Gruppe II und Gruppe III bereits bei 12-18 %, zwischen Gruppe I und den beiden anderen sogar bei 35-37 %!! Zum Vergleich: der Mensch unterscheidet sich vom Frosch in diesem Gen nur durch etwa 6,5 % Sequenzdissimilarität!

4.2. Die parasitischen Entamöben

Die Entamöben sind weltweit verbreitet und parasitieren in Vertretern aller Klassen von Vertebraten und auch in einigen Vertretern der Invertebraten. *Entamoeba histolytica* ist der Erreger der Amöbenruhr, des Amöbenleberabszesses und anderer extraintestinaler Manifestationen der Infektion. Parasitismus ist eine der erfolgreichsten Lebensstrategien – und ist unzählige Male in vielen phylogenetischen Linien vollkommen unabhängig entstanden. Gerade bei Parasiten ist jedoch die Evolutionsrate besonders hoch und die Klassifizierung deshalb besonders schwierig.

Die Trophozoiten der Entamöben erreichen eine Größe von 5 µm (*E. hartmanni*) bis zu 50 µm (*E. coli*) und sind in der Regel einkernig. Charakteristisch für die Entamöben sind die so genannten Chromidialkörper, bei welchen es sich um Aggregate von Ribosomen handelt, die sich aufgrund des hohen Nukleinsäure-Anteils in der Hämatoxylin-Färbung dunkel anfärben. Die Zysten sind rund und erreichen Größen von 3,8 µm (*E. hartmanni*) bis zu 33 µm (*E. coli*). Reife Zysten haben zwischen 1-8 Kerne. Die Morphologie des Kerns mit dem zentralen Karyosom und einer perlschnurartigen Umrandung gilt als gattungsspezifisches Merkmal. Außerdem verfügen Entamoeben über besondere Zellorganellen, die Mitosomen. Diese haben mehr evolutionäre Reduktion erfahren als die ebenfalls von Mitochondrien abstammenden Hydrogenosomen. Sie haben keine direkte Rolle in der ATP-Synthese und treten nur bei Organismen auf, bei denen die ATP-Synthese im Zellplasma stattfindet bzw. bei „Energie-Räubern".

Inzwischen wurde mit dem HM1:IMSS-Stamm von *E. histolytica* ein Genomprojekt vollendet (LOFTUS et al. 2005). Das haploide Genom von *E. histolytica* umfasst etwa 24 Mb verteilt auf 14 Chromosomen – es ist also relativ klein, hat aber vermutlich eine ausgesprochen hohe Gen-Dichte (etwa 10.000 Gene werden angenommen). Wie bei vielen anderen Protozoen kondensieren die Chromosomen in keinem Stadium des Zellzyklus. Ungewöhnlicherweise haben Entamöben auch zirkuläre plasmidartige DNA-Moleküle. Auffallend ist weiters der niedrige G+C-Gehalt von nur 22,4 %. Die Genome der anderen *Entamoeba*-Arten sind vergleichbar, mit Ausnahme eines Stammes von *E. moshkovskii*, welcher einen um 10 % höheren G+C-Gehalt aufweist (BHATTACHARYA et al. 2000). Interessanterweise ist *E. moshkovskii* der einzige freilebende Vertreter der Entamöben, jedoch auch diese Art hat keine Mitochondrien. Entamöben beziehen ihre Energie aus der Glykolyse und Fermentation. Die meisten Gene, die in diese Stoffwechselwege involviert sind, sind prokaryotischen Ursprungs – und man nimmt heute an, dass *E. histolytica* diese erst in der jüngeren Vergangenheit über lateralen Gentransfer erworben hat. Immerhin: 96 Gene von *E. histolytica* scheinen eindeutig auf relativ jungen prokaryot-eukaryotischen Gentransfer zurückzugehen. Es wurde kein Hinweis für ein mitochondriales Genom gefunden.

Insgesamt sind etwa 50 verschiedene *Entamoeba*-Arten beschrieben, von denen aber inzwischen zahlreiche mehrmals überarbeitet und einige mit anderen Arten synonymisiert wurden (siehe Kasten). Die Artunterscheidung erfolgt hauptsächlich anhand der Zystengröße und der Anzahl der Kerne in den reifen Zysten, und diese Einteilung konnte durch molekularbiologische Untersuchungen aus jüngerer Zeit bestätigt werden. Hingegen haben sich viele jener Spezies, die aufgrund einer scheinbaren Wirtspezifität etabliert worden waren, als Synonyme von aus anderen Wirtstieren isolierten Arten erwiesen. Grundsätzlich bilden alle *Entamoeba*-Spezies mit derselben Anzahl an Kernen in den Zysten ein Monophylum. Innerhalb der vierkernigen Entamöben sind zweifelsohne *E. dispar* und *E. histolytica* am nächsten miteinander verwandt, und diese zwei Arten verdeutlichen das Artproblem bei Amöben besonders schön: *E. histolytica* und *E. dispar* sind morphologisch nicht zu unterscheiden und wurden jahrzehntelang für eine Art gehalten, bis 1993 von DIAMOND und CLARK durch Vergleiche der Isoenzymmuster klar gezeigt werden konnte, was BRUMPT bereits in den 1920er Jahren vermutet hatte, nämlich, dass die pathogene Form (*E. histolytica*) deutlich von der apathogenen Form (*E. dispar*) abzugrenzen ist. Heute ist eine Differenzierung dieser zwei Arten mittels biochemischer, serologischer oder molekularbiologischer Methoden möglich. Diese Unterscheidung hatte weitreichende Folgen für die parasitologische Diagnostik und hat alle bis

Beschriebene *Entamoeba*-Arten.

- *E. anatis* Fantham, 1924
- *E. apis* Fantham & Porter, 1911
- *E. aulostomi* Nöller, 1912
- *E. barreti* Taliaferro & Holmes, 1924
- *E. bovis* (Liebetanz, 1905)
- *E. bubalus* Noble, 1955
- *E. canibuccalis* Simitch, 1938 = *E. gingivalis*
- *E. caprae* Fantham, 1923
- *E. caudata* Carini-Reichenow, 1949
- *E. caviae* Chatton,1918
- *E. chattoni* Swellengrebel, 1914 (z.T. = *E. coli*)
- *E. citelli* Becker, 1926
- *E. cobayae* Walker, 1908 = *E. muris*
- *E. coli* (Grassi, 1879)
- *E. cuniculi* Brug, 1918 = *E. muris*
- *E. cynomolgi* Brug, 1923 = *E. histolytica* (partim) und *Endolimax nana* (partim)
- *E. debliecki* Nieschulz, 1923
- *E. dilimani* Noble, 1954
- *E. dispar* Brumpt, 1925
- *E. duboscqi* (Mathis, 1913) = *E. histolytica*
- *E. equi* Fantham, 1921
- *E. equibuccalis* Simitch, 1938
- *E. funambulae* Ray & Banik, 1964
- *E. gadi* Bullock, 1966
- *E. gallinarum* Tyzzer, 1920
- *E. gedoelsti* Hsiung, 1930 = *E. intestinalis*
- *E. gingivalis* (Gros, 1849)
- *E. hartmanni* von Prowazek, 1912
- *E. histolytica* Schaudinn, 1903
- *E. insolita* Geiman & Wichterman, 1937
- *E. intestinalis* (Gedoelst, 1911)
- *E. invadens* Rodhain, 1934
- *E. legeri* (Mathis, 1913) = *E. coli*
- *E. minchini* Mackinnon, 1914
- *E. molae* Noble & Noble, 1966
- *E. morula* Raff, 1912
- *E. moshkovskii* Tshalaia, 1941
- *E. muris* (Grassi, 1879)
- *E. nuttalli* Castellani, 1908 = *E. histolytica*
- *E. ovis* Swellengrebel, 1914
- *E. phallusiae* Mackinnon & Ray, 1931
- *E. polecki* von Prowazek, 1912 = *E. debliecki* (partim)
- *E. polypodia* Kay, 1940
- *E. ranarum* Grassi, 1879
- *E. struthionis* Ponce Gordo & Martinez Diaz & Herrera, 2004
- *E. suigingivalis* Tumka,1959
- *E. suis* Hartmann, 1913
- *E. terrapinae* Sanders & Cleveland, 1930
- *E. testudinis* Hartmann, 1910
- *E. tetragena* Viereck, 1912
- *E. thomsoni* Lucas, 1927
- *E. vesicularis* Penso, 1929
- *E. wenyoni* Galli-Valerio, 1935

dahin gesammelten epidemiologischen Daten massiv in Frage gestellt, denn es wurde nun deutlich, dass es sich in einem großen Prozentsatz (vermutlich > 90 %) der bis dahin diagnostizierten *E. histolytica*-Infektionen in Wahrheit um vollkommen harmlose Besiedelungen mit *E. dispar* gehandelt hat.

Erstaunlicherweise ist dann in weiterer Folge nicht *E. hartmanni*, welche lange für „eine kleine Form" von *E. histolytica* gehalten wurde, deren engste Verwandte, sondern die freilebende *E. moshkowskii*. Da alle anderen Arten von *Entamoeba* parasitisch sind, wird vermutet, dass *E. moshkowskii* von einem parasitischen Vorfahren abstammt und sich sekundär an ein Leben ohne Wirt angepasst hat. *E. gingivalis*, welche keine Zysten produziert, reiht sich interessanterweise auch unter die vierkernigen Entamöben – sie hat vermutlich als Anpassung an ihren Übertragungsmodus die Fähigkeit zur Zystenbildung verloren (Clark 2000, Clark et al. 2006). Insgesamt leiten sich alle Spezies mit vier Kernen vermutlich von einem gemeinsamen Vorfahren mit nur einem Zellkern ab.

Jedenfalls gilt als gesichert, dass nicht nur die Gattung *Entamoeba*, sondern auch die Familie der Entamoebidae eine monophyletische Gruppe darstellt (Silberman et al. 1999).

4.3. Die sozialen Diktyostelen

Die erste beschriebene Art der Gattung *Dictyostelium* war *D. mucuroides* Brefeld, 1869; die heute bekannteste und vielfach als Modellorganismus genutzte Art *D. discoideum* wurde 1935 von K.B. Raper beschrieben. Innerhalb der Klasse der zellulären Schleimpilze (Acrasiomycetes) wird *Dictyostelium* der Familie Dictyosteliaceae zugeordnet, welche die Gattungen *Polysphondylium* und *Dictyostelium* umfasst.

Die Diktyostelen leben als einzellige Amöben (8-12 µm) in humusreichen Waldböden der gemäßigten Zonen, ernähren sich von Bodenbakterien und teilen sich durch Zweiteilung (vegetative Phase). Sie können mit ihren Aktin- und Myosin-Filamenten auf chemische Reize reagieren – also amöboide Bewegung zum Auffinden von Nahrung einsetzen. Zwischen zwei Zellteilungen phagozytiert *D. discoideum* circa 1.000 Bakterien. Unterschreitet das Verhältnis zwischen der Menge an verfügbarer Nahrung und der Populationsdichte der Amöben einen kritischen Wert, geht *D. discoideum* aus der vegetativen Wachstumsphase in eine Entwicklungsphase über, die durch grundlegende morphologische und auch zellbiologische Veränderungen gekennzeichnet ist (siehe Kasten).

Das haploide Genom im Zellkern von *D. discoideum* ist etwa 34 Mb groß, auf 6 Chromosomen verteilt und umfasst 12.000 bis 13.000 Gene, was eher im Bereich der multizellulären Organismen liegt. Allerdings sind vermutlich 20 % der Protein-kodierenden Gene durch relativ rezente Duplikationen entstanden. *Dictyostelium* weist einige Gene auf, die sonst nur bei höheren Eukaryota auftreten: die so genannten G-Protein-gekoppelten Rezeptoren der Gruppen 2, 3 und 5 oder Klasse I Phosphatidylinositol-3-OH-Kinasen. Für die hohe Position im Eukaryotenbaum spricht auch die große Anzahl an tRNAs (390), welche durchaus mit jener höherer Eukaryota vergleichbar ist (Mensch 496, aber *Plasmodium* nur 43). Ein Vergleich der Proteine aus *D. discoideum* mit dem vollständigen Proteom anderer sequenzierter Organismen zeigt, dass die Übereinstimmung mit Organismen aus dem Tierreich (30 %) größer ist als mit Pflanzen (26 %) oder Pilzen (22 %). In kodierenden Regionen liegt der durchschnittliche AT-Gehalt bei 72 % und in nicht-kodierenden Regionen bei 87 %. Die etwa 90 Kopien des 88 kb großen extrachromosomalen Palindroms, welche für die ribosomale rRNA kodieren, machen > 20 % der DNA im Zellkern aus. Jede Zelle enthält außerdem ungefähr 200 Mitochondrien mit je einer Kopie der ~55 kb großen mitochondrialen DNA. Ähnlich *S. cerevisiae* besitzt auch *Dictyostelium* natürlich vorkommende, extrachromosomal replizierte Multikopie-Plasmide (bis zu 300 Kopien). Verschiedene *Dictyostelium*-Stämme können unterschiedliche, nicht-homo-

Beschriebene *Dictyostelium*-Arten.

D. amphisporum Cavender et al., 2006
D. antarcticum Cavender et al., 2002
D. arabicum Hagiwara, 1991
D. aureocephalum Hagiwara, 1990
D. aureostipes Cavender, 1979
D. aureum Olive, 1901
D. australe Cavender et al., 2002
D. bifurcatum Cavender, 1976
D. brefeldianum Hagiwara, 1984
D. brevicaule Olive, 1901
D. brunneum Kawabe, 1982
D. capitatum Hagiwara, 1983
D. caveatum Waddell, 1982
D. citrinum Vadell, Holmes & Cavender, 1995
D. clavatum Hagiwara, 1990
D. coeruleostipes Raper & Fennell, 1967
D. crassicaule Hagiwara, 1984
D. delicatum Hagiwara, 1971
D. deminutivum Anderson, Fennell & Raper, 1968
D. dimigraformum Cavender, 1970
D. discoideum Raper, 1935
D. elegans Hagiwara, 1990
D. exiguum Hagiwara, 1983
D. fasciculatum Traub, Hohl & Cavender, 1981
D. firmibasis Hagiwara, 1971
D. flavidum Hong & Chang, 1992
D. floridum Hong & Chang, 1992
D. germanicum Cavender, Cavender-Bares & Hohl, 1995
D. giganteum Singh, 1947
D. gloeosporum Hagiwara, 2003
D. gracile Hagiwara, 1983
D. granulophorum Vadell, Holmes & Cavender, 1995
D. implicatum Hagiwara, 1984
D. intermedium Cavender, 1976
D. irregularis Olive, Nelson & Stoianovitch, 1967
D. lacteum Van Tieghem, 1880
D. laterosorum Cavender, 1970
D. lavandulum Raper & Fennell, 1967
D. leptosomum Cavender et al., 2002
D. longosporum Hagiwara, 1983
D. macrocephalum Hagiwara, Yeh & Chien, 1985
D. magnum Hagiwara, 1983
D. medium Hagiwara, 1990
D. medusoides Vadell, Holmes & Cavender, 1995
D. mexicanum Cavender, Worley & Raper, 1981
D. microsporum Hagiwara, 1978
D. minutum Raper, 1941
D. monochasioides Hagiwara, 1973
D. mucoroides Brefeld, 1869
D. multistipes Cavender, 1976
D. naviculare Cavender et al., 2006
D. oculare Cavender et al., 2006
D. parvisporum Hagiwara, 1986
D. polycarpum Traub, Hohl & Cavender, 1981
D. polycephalum Raper, 1956
D. potamoides Cavender et al., 2006
D. pseudobrefeldianum Hagiwara, 1996
D. purpureum Olive, 1901
D. quercibrachium Cavender et al., 2002
D. rhizopodium Raper & Fennell, 1967
D. robustum Hagiwara, 1996
D. rosarium Raper & Cavender, 1968
D. roseum Van Tieghem, 1880
D. septentrionale Cavender, 1978
D. sphaerocephalum (Oudemans, 1885)
D. stellatum Cavender et al., 2006
D. tenue Cavender, Raper & Norberg, 1979
D. vinaceofuscum Raper & Fennell, 1967

loge Plasmide tragen, die in vier Familien unterteilt werden. Im Vergleich zu einigen anderen sequenzierten Eukaryota hat das Genom von *D. discoideum* mit etwa 10 % einen sehr großen Anteil an mobilen genetischen Elementen (Eichinger et al. 2005).

Insgesamt sind fast 70 verschiedene *Dictyostelium*-Arten beschrieben (siehe Kasten). Die Speziesdifferenzierung erfolgte lange Zeit anhand morphologischer Merkmale, wobei hier vor allem Größe und Farbe der Trophozoiten und Plasmodien sowie die Morphologie der Fruchtkörper herangezogen wurde. Molekularbiologische Untersuchungen deuten auf eine Polyphylie von *Dictyostelium* hin, insbesondere die Position von *D. lacteum* innerhalb der Gattung scheint unsicher, jedoch ist diese Frage derzeit noch nicht vollständig geklärt (Swanson et al. 2002).

5. Neue Nomenklatur?

Natürlich drängt sich die Frage auf, ob die unbeirrte weitere Anwendung der binominalen Nomenklatur bei den Amöben sinnvoll, ja überhaupt berechtigt ist. Denn schließlich ist die binominale Nomenklatur ganz eng mit dem Artbegriff verknüpft, und gerade die Abgrenzung einer Art ist bei vielen Amöben ausgesprochen problematisch. Hier kann „die Lust… des Bezeichnens“ tatsächlich zur „Last…“ (Aescht 2004) werden, wenn man von vorneherein weiß, dass ein gewähltes Binomen nicht eindeutig zu kennzeichnen vermag, was man charakterisieren muss und möchte.

Zumindest bei den sich asexuell fortpflanzenden Arten, die darüber hinaus nur wenige und oft variable morphologische Merkmale aufweisen, bietet sich die Möglichkeit an, ähnlich wie bei den Prokaryota, Sequenzdissimilaritäten als Artkriterien einzusetzen. Dieser „genetische Artbegriff“ findet auch bereits bei zahlreichen Amöben-Taxa Anwendung und hat in vielen Fällen heute schon das frühere morphologische Konzept verdrängt. Beispielsweise wurde bei den Näglerien von De Jonckheere 2004 ein System vorgeschlagen, welches Sequenzunterschiede in der ribosomalen ITS1-, 5.8S- und ITS2-Region als Artkriterium einsetzt – und dieses System findet inzwischen allgemeine Anwendung. Bei den Akanthamöben werden alle Stämme innerhalb der Gattung, welche < 5 % 18S rDNA-Sequenzdissimilarität zueinander aufweisen, als ein Genotyp definiert.

Für eine solche Nutzung von Sequenzunterschieden zur Differenzierung unterhalb der Genus-Ebene gibt es zahlreiche weitere Beispiele, allerdings bleiben auch bei einem solchen „genetischen Artkonzept“ zwei grundsätzliche Fragen offen, erstens, welches Gen für so eine rein willkürliche Einteilung herangezogen werden sollte – schon die zwei oben genannten Beispiele zeigen, dass durchaus verschiedene Gene bzw. Sequenzabschnitte eingesetzt werden, ja, eingesetzt werden müssen, um eine entspechende Auflösung zu ermöglichen. Zweitens aber muß natürlich entschieden werden, wie dann solche „genetischen Arten“ zu benennen sind. Auch hier zeigen die zwei oben genannten Beispiele zwei unterschiedliche Wege auf. Während bei den Näglerien weiterhin jede neu entdeckte Art, d. h. jeder Stamm, der

„Geburtshilfe“ bei *E. histolytica*

Bei Entamöben gibt es ein sonderbares Phänomen: Wenn sich eine Zelle teilt, kommt es kurz vor der tatsächlichen Trennung der Tochterzellen zu einer kurzen Pause. Die Tochterzellen rufen sozusagen eine Nachbarzelle herbei, welche als Hebamme fungiert. Diese Hebamme „kriecht“ zwischen den Tochterzellen durch und trennt diese somit voneinander. Offenbar wird die Nachbarzelle auf chemotaktische Weise angelockt und kann bis zu 200 µm (etwa das 10fache ihrer Körperlänge) zurücklegen, um mit einer Geschwindigkeit von etwa 0,5 µm/sek. zu den sich teilenden Tochterzellen zu gelangen. Entamöben verfügen somit über eine einfache Art der Kooperation.

Sozialverhalten und Sexualhormone bei *Dictyostelium discoideum*

Wenn bei den Schleimpilzen eine „Hungersnot“ droht, beginnen die Amöben „zusammenzuarbeiten“. Von einigen Amöben sezerniertes cAMP lockt andere Amöben an, die dann ihrerseits cAMP ausschütten. Durch Chemotaxis beginnen die Amöben, sich zu Strängen gesammelt in Richtung ansteigender cAMP-Konzentration zu bewegen. Insgesamt versammeln sich bis zu 100.000 Einzelamöben (etwa 400 Zellen/mm^2) zu einem Pseudoplasmodium, welches sich wie ein einziger Organismus verhält: es bewegt sich in Richtung Bodenoberfläche und beginnt sich dort aufzurichten (Kulmination). Dabei bildet sich ein Fruchtkörper, der aus einem Stiel und den darauf sitzenden Sporen besteht. Etwa 20 % der Amöben beteiligen sich am Aufbau des Stiels, sie heben die Sporen nach oben, um deren Verbreitung in neue, nährstoffreichere Habitate zu gewährleisten, und sterben selbst später ab. Ein von den anderen Amöben abgeschiedener Botenstoff verhindert die Sporenbildung bei diesen Individuen. Letztlich entscheidet also die „genetische Fitness“ eines Individuums darüber, ob es sich fortpflanzt oder sich an der Stielbildung beteiligt. Wenn sich nicht ausreichend Amöben finden, den Stiel zu bilden, entstehen ungestielte Fruchtkörper, deren Sporen aber wiederum schlechtere Überlebens-Chancen haben, da sie nicht so weit verbreitet werden, wie jene der gestielten Fruchtkörper.
Unter bestimmten Bedingungen bilden sich statt Fruchtkörpern so genannte Makrozysten, welche der sexuellen Fortpflanzung dienen. Interessanterweise sind bei den Schleimpilzen die allermeisten Arten „heterothallisch“, d. h., dass sich nur dann Makrozysten bilden, wenn Amöben beider „Mating-Types“ anwesend sind, und es konnte bereits in den 70er Jahren gezeigt werden, dass ein Mating Type eine Substanz abgibt, um den anderen „anzulocken“ – *Dictyostelium* verfügt also über ein echtes „Sexualhormon“.

Plasmogamie bei *Tretomphalus bulloides*

Bei der Foraminiferen-Art *Tretomphalus bulloides* kommt es zu einer besonderen Form der Vermehrung, der sogenannten Plasmogamie. Die Zygote ist sessil und lebt als Amöbe am Meeresboden festgeheftet. Sie wächst zu einem Agamonten heran und dieser bildet durch asexuelle Vermehrung etwa 200 Gamonten. Die jungen Gamonten werden frei, und jeder Gamont lebt festgeheftet, bis er eine Größe von ungefähr 18 Kammern erreicht hat, dann bildet er durch Akkumulieren von Detritus eine große, kugelige, mit Gas gefüllte Schwimmkammer. Der Gamont treibt zur Wasseroberfläche und produziert begeißelte Gameten. An der Wasseroberfläche sucht er sich einen anderen reifen Gamonten und verbindet sich mit diesem (Plasmogamie), sodass die Gameten der beiden sich paaren können. Auf diese Weise entsteht schließlich eine Zygote, welche wieder zum Meeresboden absinkt, um einen neuen Zyklus zu beginnen.

sich von allen bisher beschriebenen in der definierten Region durch zumindest eine Base unterscheidet, mit einem neuen Art-Namen versehen wird (was immerhin zu einer Anhebung der *Naegleria*-Arten von 6 auf über 40 in den letzten Jahren geführt hat), so werden die Akanthamöben in 15 Genotypen, *Acanthamoeba* T1-T15 unterteilt; es wurde also auf eine echte Benennung verzichtet, nachdem sich gezeigt hatte, dass kaum eine der beschriebenen *Acanthamoeba*-Arten durch molekulare Daten unterstützt wird.

Auch wenn es durchaus zulässig, oder derzeit sogar notwendig ist, für verschiedene Gruppen verschiedene Gene oder Sequenzabschnitte einzusetzten, so bleibt doch der Wunsch nach einem „Gesamtkonzept“. In den letzten Jahren wurde leider deutlich, dass die Variabilität innerhalb des 18S rRNA-Gens in den verschiedenen systematischen Gruppen grundlegend unterschiedlich ist, sodass das 18S rRNA-Gen, auch wenn es die Systematik geradezu revolutioniert hat und auch noch immer in vielen phylogenetischen Fragestellungen das Gen der Wahl darstellt, für ein Gesamtkonzept ungeeignet ist. Es muß überhaupt mit aller Vehemenz in Frage gestellt werden, ob es ein für alle Organismen gleichermaßen für phylogenetische Untersuchungen geeignetes Gen geben kann. Neben den ribosomalen Genen, und zwar sowohl den mitochondrialen als auch den nukleären, kommen derzeit hauptsächlich die Spacer-Regionen der ribosomalen Repeat-Unit und zahlreiche Protein-kodierende Gene, wie die Gene für β-Tubulin oder für den Elongationsfaktor 1α, die Histon-Gene oder etwa das Gen für die Cytochrom-Oxidase-Untereinheit 1, zum Einsatz. Durch Vergleiche mit Sequenzdatenbanken, wie der GenBank vom National Centre for Biotechnology Information (NCBI), welche öffentlich zugänglich ist und in welcher derzeit über 50 Millionen Sequenzen gespeichert sind, kann ein neu isolierter Organismus genetisch charakterisiert werden. Natürlich kann eine Identifizierung eines Isolates auf der Spezies-Ebene nur dann gelingen, wenn aus dieser Art bereits Sequenzen in der GenBank vorhanden sind, und die Identifizierung kann umso genauer sein, je mehr Sequenzen zur Verfügung stehen. Allerdings birgt selbst ein Vergleich von ganzen Genomen Probleme, nämlich dadurch, dass Genome einen erheblichen Anteil an „Fremd-DNA“ – DNA, welche durch lateralen Gentransfer aufgenommen wurde – enthalten und diese das phylogenetische Bild stark verzerrt. Derzeit erscheint ein „Multigen-Ansatz“ am besten geeignet, gruppenübergreifende phylogenetische Fragestellungen zu klären. Jedoch wird es vermutlich niemals möglich sein, Sequenzdissimilaritäten gruppenübergreifend mit systematischen Taxa (wie Klasse, Ordnung, usw.) zu korrelieren, da die Evolutionsraten in den verschiedenen Gruppen deutlich unterschiedlich sind.

Auch die Frage, ob überhaupt ein nominales System aufrecht erhalten werden soll, ist noch nicht entschieden. Natürlich wäre, insbesondere wenn man als Unterscheidungskriterium ausschließlich eine bestimmte Sequenzdissimilarität heranzieht, auch eine Kombination aus Buchstaben und Ziffern statt Art-Namen denkbar. Sogar ein Strichkode-System ist bereits angedacht worden: es gibt seit 2004 ein „Consortium for the Barcode of Life", welches derzeit aus 65 Mitgliederorganisationen in 31 Ländern besteht und sich zum Ziel gesetzt hat, alle Organismen unseres Planeten anhand von bestimmten Sequenzabschnitten, also mittels eines DNA-Barcodes, zu katalogisieren. Für den allgemeinen Gebrauch erscheint uns jedoch die formale Benennung einer Art bzw. einer Gruppe von Organismen von fundamentaler Bedeutung. Und es hat sich gezeigt, dass die meisten Autoren, auch bei jenen Gruppen, bei denen schon lange Zeit Sequenzdissimilaritäten als Unterscheidungskriterien dienen, wie beispielsweise bei Bakterien, an einem nominalen, und zwar einem binominalen System festhalten, und dass lediglich die verschiedenen Stämme innerhalb einer Art schließlich mit Buchstaben-Ziffern-Kürzeln versehen werden. Dies ist nicht nur darin begründet, dass es für den Menschen leichter ist, mit Namen als mit Zifferncodes zu hantieren, sondern auch darin, dass ein Name im Gegensatz zu einem Zifferncode bereits eine qualitative Beschreibung des Oganismus beinhalten kann, wie etwa *E. histolytica*, die gewebsauflösende Entamöbe, oder *A. lenticulata*, die linsenförmige Akanthamöbe.

Welches System immer man benutzt, letztlich gilt es, die Monophylie einer bestimmten Gruppe festzustellen und diese Gruppe dann von anderen Organismen abzugrenzen. Ob die Unterscheidung anhand morphologischer oder genetischer Kriterien vorgenommen wird und ob die „Benennung" durch einen Namen, eine Buchstaben-Ziffernkombination oder durch einen Barcode geschieht, bleibt letztlich eine Sache der Konvention. Während aber die Benennung bei allen Organismen nach dem gleichen Konzept erfolgen sollte – wir plädieren deshalb für ein Beibehalten der binominalen Nomenklatur –, kann die Unterscheidung durchaus anhand einer Kombination verschiedener Merkmale erfolgen. SCHLEGEL und MEISTERFELD (2003) haben für die Artunterscheidung bei den Protozoen insgesamt eine Kombination morphologischer und molekularbiologischer Merkmale vorgeschlagen – und dies erscheint uns auch bei den Amöben für sich genommen, zumindest derzeit, am geeignetsten. Sogar die weitere Verwendung des Begriffes „Amöben" ist, obwohl er nichts anderes ist als ein Kollektivname für grundverschiedene, untereinander ganz und gar nicht näher verwandte Organismen darstellt, auch in Zukunft sinnvoll, da ihm ja funktionell-morphologisch durchaus Bedeutung zukommt. Denn: „Das Leben ist nicht Folge der Organisation, sondern umgekehrt" (HAECKEL 1878).

6. Zusammenfassung

Bis in die jüngste Vergangenheit (und in vielen Lehrbüchern bis heute) betrachtete man die Amöben als eine monophyletische Gruppe und nannte sie Rhizopoda, welche man in fünf Taxa unterteilte: in die Amoebida, die Eumycetozoa (Schleimpilze), die Foraminifera (Kammerlinge), die Heliozoa (Sonnentierchen) und die Radiolaria (Strahlentierchen). Manche von diesen sind beschalt und waren daher wesentlich an der Entstehung mariner Sedimente und somit an der Orographie unseres Planeten beteiligt. Andere sind von erheblicher humanmedizinischer Bedeutung wie *Entamoeba histolytica*, der Erreger der Amöbenruhr und die ansonsten freilebenden Amöben *Acanthamoeba*, *Balamuthia*, *Sappinia* und *Naegleria*, die Erreger der *Acanthamoeba*-Keratitis, der Granulomatösen Amöbenenzephalitis oder der Primären Amöbenmeningoenzephalitis.

Der Begriff Amöbe bedeutet Wechsel oder Veränderung und bezieht sich auf die Fähigkeit verschiedener eukaryotischer Einzeller, ihre Gestalt zu verändern. Allerdings wurde in den letzten Jahren immer deutlicher, dass diesem Begriff keinerlei systematische Bedeutung zukommt. Die amöboide Fortbewegung kommt nicht nur bei zahlreichen Protozoen, sondern auch bei verschiedenen Zellen der Wirbeltiere vor und ist in der Evolution mit Sicherheit mehrmals und unabhängig voneinander entstanden. Durch das Aufkommen elektronenoptischer und molekularbiologischer Techniken haben sich in der Klassifizierung der Amöben insgesamt grundlegende Veränderungen ergeben. Früher für taxonomische Zwecke genutzte auffällige Merkmale, wie die Mitochondrienlosigkeit oder die Fähigkeit zur Fruchtkörper- oder Geißelbildung, werden nun als Ergebnis konvergenter Entwicklungen angesehen. Die alten „Amöben" wurden also auf nicht weniger als drei Phyla aufgeteilt: auf die Amoebozoa, die Excavata und die Rhizaria. Die Amoebozoa, zu denen u.a. die Gattung *Amoeba*, die Akanthamöben, die Entamöben und die Schleimpilze gezählt werden, gelten heute als Schwestergruppe der Opisthokonta, also der Pilze und Tiere. Insgesamt bleibt allerdings festzuhalten, dass in der Systematik und Evolution der Amöben noch immer viele Fragen unbeantwortet sind und dass in den nächsten Jahren noch erhebliche Veränderungen in der Klassifikation der Amöben zu erwarten sind. Aus der Schwierigkeit der Anwendung des Konzepts der biologischen Art bei den meisten Amöben ergeben sich erhebliche Probleme der Nomenklatur, für deren Lösung mehrere Möglichkeiten diskutiert werden.

Schlüsselwörter: Evolution, Phylogenie, Klassifikation, Nomenklatur, Unikonta, Amoebozoa, *Entamoeba*, *Acanthamoeba*, *Dictyostelium*, Bikonta, Excavata, *Naegleria*, Rhizaria, Foraminifera, Radiolaria, Heliozoa.

7. Dank

Wir danken Herrn Dr. David Lazarus (Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität zu Berlin) für die Erlaubnis der Wiedergabe von Tafeln aus dem vom Museum für Naturkunde ins Internet gestellten Werk von Ch. G. Ehrenberg (1838) und Herrn Dr. John Plant (Wien) für die kritische Durchsicht des Abstracts.

8. Literatur

ADL S.M., SIMPSON A.G., FARMER M.A., ANDERSEN R.A., ANDERSON O.R., BARTA J.R., BOWSER S.S., BRUGEROLLE G., FENSOME R.A., FREDERICQ S., JAMES T.Y., KARPOV S., KUGRENS P., KRUG J., LANE C.E., LEWIS L.A., LODGE J., LYNN D.H., MANN D.G., MCCOURT R.M., MENDOZA L., MOESTRUP O., MOZLEY-STANDRIDGE S.E., NERAD T.A., SHEARER C.A., SMIRNOV A.V., SPIEGEL F.W. & M.F. TAYLOR (2005): The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. — J. Eukaryot. Microbiol. **52**: 399-451.

AESCHT E. (2004): Lust und Last des Bezeichnens – Über Namen aus der mikroskopischen Welt. — In: U. ASPÖCK: Entomologie und Parasitologie. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck. Denisia **13**: 383-402.

ALEXEIEFF A. (1912): Sur les caractère cytologique et la systématique des amibes du groupe limax (*Naegleria* nov.gen. et *Hartmannia* nov.gen.) et des amibes parasites des vertébrés (*Proctamoeba* nov.gen.). — Bull. Soc. zool. Fr. **37**: 55-74.

ARISUE N., HASEGAWA M. & T. HASHIMOTO (2005): Root of the Eukaryota tree as inferred from combined maximum likelihood analyses of multiple molecular sequence data. — Mol. Biol. Evol. **22**: 409-420.

BHATTACHARYA A., SATISH S., BAGCHI A. & S. BHATTACHARYA (2002): The genome of *Entamoeba histolytica*. — Int. J. Parasitol. **30**: 401-410.

BORY DE ST. VINCENT J.B.G.M.N. (1822): Amibe. — In: Dict. Class. d'Hist. Nat. **1**: 260-262.

BOVEE E.C. (1953): Morphological identification of free-living amoebida. — Proc. Iowa Acad. Sci. **60**: 599-615.

BOVEE E.C. (1985): Class Lobosea Carpenter, 1861. — In: LEE J.J., HUTNER S.H. & E.C. BOVEE (Eds), An illustrated guide to the protozoa. Allan Press, Lawrence, Kansas: 158-211.

BRONN H.G. (1859): Die Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild I. — Winter'sche Verlagshdlg., Leipzig-Heidelberg: 1-142, 12 pls.

BÜTSCHLI O. (1885): Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger Rhizopoden. — Morphol. Jahrb. **11**: 78-101.

CALKINS G.N. (1933): The biology of Protozoa. 2nd Edition. — Baillière and Co., London: 1-607.

CASTELLANI A. (1930): Amoeba found in culture of yeast. — J. Trop. Med. Hyg. **33**: 160.

CAVALIER-SMITH T. (1998): A revised six-kingdom system of life. — Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. **73**: 203-266.

CAVALIER-SMITH T. (2002): Origins of the machinery of recombination and sex. — Heredity **88**: 125-141.

CAVALIER-SMITH T. (2004): Only six kingdoms of life. — Proc. Biol. Sci. **271**: 1251-1262.

CLARK C.G. (2000): The evolution of *Entamoeba*, a cautionary tale. — Res. Microbiol. 151: 599-603.

CLARK C.G., KAFFASHIAN F., TAWARI B., WINDSOR J.J., TWIGG-FLESNER A., DAVIES-MOREL M.C., BLESSMANN J., EBERT F., PESCHEL B., VAN A.L., JACKSON C.J., MACFARLANE L. & E. TANNICH (2006): New insights into the phylogeny of Entamoeba species provided by analysis of four new small-subunit rRNA genes. — Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **56**: 2235-2239.

DEFLANDRE G. (1953): Ordres des Testaceolobosa de SAEDELEER, 1934, Testaceafilosa de SAEDELEER, 1934, Thalamia Haeckel, 1862 ou Thécamoebiens (Auct.) (Rhizopoda, Testacea). — In: GRASSÉ P.P. (Ed.), Traité de Zoologie, Masson and Co., Paris: 97-148.

DE JONCKHEERE J.F. (2004): Molecular definition and the ubiquity of species in the genus *Naegleria*. — Protist **155**: 89-103.

DIAMOND L.S. & C.G. CLARK (1993): A redescription of *E. histolytica* SCHAUDINN, 1903 (emended Walker, 1911) separating it from *E. dispar* BRUMPT, 1925. — J. Eukaryot. Microbiol. **40**: 340-344.

D'ORBIGNY A.D. (1893): Foraminiféres. — In: de la SAGRA (Ed.), Histoire physique, politique et naturelle de l'Ile de Cuba. Bertrand, Paris: 1-224.

DOUGLAS M. (1930): Notes on the classification of the amoeba found by Castellani in cultures of yeast-like fungus. — J. Trop. Med. Hyg. **33**: 258-259.

DUJARDIN F. (1838): Recherches sur les organismes inférieurs. — Ann. Sci. Nat. Zool. **2**: 343-377, pls 9-11.

EHRENBERG G.C. (1838): Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur I+II. — L. Voss, Leipzig: 1-547, 64 pls.

EICHINGER L., PACHEBAT J.A., GLOCKNER G., RAJANDREAM M.A., SUCGANG R., BERRIMAN M., SONG J., OLSEN R., SZAFRANSKI K., XU Q., TUNGGAL B., KUMMERFELD S., MADERA M., KONFORTOV B.A., RIVERO F., BANKIER A.T., LEHMANN R., HAMLIN N., DAVIES R., GAUDET P., FEY P., PILCHER K., CHEN G., SAUNDERS D., SODERGREN E., DAVIS P., KERHORNOU A., NIE X., HALL N., ANJARD C., HEMPHILL L., BASON N., FARBROTHER P., DESANY B., JUST E., MORIO T., ROST R., CHURCHER C., COOPER J., HAYDOCK S., VAN DRIESSCHE N., CRONIN A., GOODHEAD I., MUZNY D., MOURIER T., PAIN A., LU M., HARPER D., LINDSAY R., HAUSER H., JAMES K., QUILES M., MADAN BABU M., SAITO T., BUCHRIESER C., WARDROPER A., FELDER M., THANGAVELU M., JOHNSON D., KNIGHTS A., LOULSEGED H., MUNGALL K., OLIVER K., PRICE C., QUAIL M.A., URUSHIHARA H., HERNANDEZ J., RABBINOWITSCH E., STEFFEN D., SANDERS M., MA J., KOHARA Y., SHARP S., SIMMONDS M., SPIEGLER S., TIVEY A., SUGANO S., WHITE B., WALKER D., WOODWARD J., WINCKLER T., TANAKA Y., SHAULSKY G., SCHLEICHER M., WEINSTOCK G., ROSENTHAL A., COX E.C., CHISHOLM R.L., GIBBS R., LOOMIS W.F., PLATZER M., KAY R.R., WILLIAMS J., DEAR P.H., NOEGEL A.A., BARRELL B. & A. KUSPA (2005): The genome of the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. — Nature **435**: 43-57.

FAHRNI J.F., BOLIVAR I., BERNEY C., NASSONOVA E., SMIRNOV A. & J. PAWLOWSKI (2003): Phylogeny of lobose amoebae based on actin and small-subunit ribosomal RNA genes. — Mol. Biol. Evol. **20**: 1881-1886.

HACKSTEIN J.H., AKHMANOVA A., BOXMA B., HARHANGI H.R. & F.G. VONCKEN (1999): Hydrogenosomes: eukaryotic adaptations to anaerobic environments. — Trends Microbiol. **7**: 441-447.

HAECKEL E. (1862): Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie. — Georg Reimer, Berlin: 1-572, 35 pls.

HAECKEL E. (1878): Das Protistenreich. — Ernst Günther's Verlag, Leipzig: 1-104.

GAST R.J., LEDEE D.R., FUERST P.A. & T. BYERS (1996): Subgenus systematics of *Acanthamoeba*: Four nuclear 18S rDNA sequence types. — J. Euk. Microbiol. **43**: 498-504.

GRIFFIN J.L. (1972): Temperature tolerance of pathogenic and nonpathogenic free-living amoebas. — Science **178**: 869-870.

HINKLE G. & M.L. SOGIN (1993): The evolution of the Vahlkampfiidae as deduced from 16S-like ribosomal RNA analysis. — J. Eukaryot. Microbiol. **40**: 599-603.

KEELING P.J. (2001): Foraminifera and Cercozoa are related in actin phylogeny: two orphans find a home? — Mol. Biol. Evol. **18**: 1551-1557.

KNOLL A.H., JAVAUX E.J., HEWITT D. & P. COHEN (2006): Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. — Philos. Trans. R. Soc. London B **361**: 1023-1038.

LEVINE N.D., CORLISS J.O., COX F.E., DEROUX G., GRAIN J., HONIGBERG B.M., LEEDALE G.F., LOEBLICH A.R. 3RD, LOM J., LYNN D., MERINFELD E.G., PAGE F.C., POLJANSKY G., SPRAGUE V., VAVRA J. & F.G. WALLACE (1980): A newly revised classification of the protozoa. — J. Protozool. **27**: 37-58.

LOEBLICH A.R. & H. TAPPAN (1961): Suprageneric classification of the Rhizopoda. — J. Paleontol. **35**: 245-330.

LOEBLICH A.R. & H. TAPPAN (1964): Foraminiferal facts, fallacies and frontiers. — Geol. Soc. Am. Bull. **75**: 367-392.

LOFTUS B., ANDERSON I., DAVIES R., ALSMARK U.C., SAMUELSON J., AMEDEO P., RONCAGLIA P., BERRIMAN M., HIRT R.P., MANN B.J., NOZAKI T., SUH B., POP M., DUCHENE M., ACKERS J., TANNICH E., LEIPPE M., HOFER M., BRUCHHAUS I., WILLHOEFT U., BHATTACHARYA A., CHILLINGWORTH T., CHURCHER C., HANCE Z., HARRIS B., HARRIS D., JAGELS K., MOULE S., MUNGALL K., ORMOND D., SQUARES R., WHITEHEAD S., QUAIL M.A., RABBINOWITSCH E., NORBERTCZAK H., PRICE C., WANG Z., GUILLEN N., GILCHRIST C., STROUP S.E., BHATTACHARYA S., LOHIA A., FOSTER P.G., SICHERITZ-PONTEN T., WEBER C., SINGH U., MUKHERJEE C., EL-SAYED N.M., PETRI W.A. Jr., CLARK C.G., EMBLEY T.M., BARRELL B., FRASER C.M. & N. HALL (2005): The genome of the protist parasite *E. histolytica*. — Nature **433**: 865-868.

LÖSCH F. (1875): Massenhafte Entwickelung von Amöben im Dickdarm. — Virchows Arch. Pathol. Anat. Physiol. Klin. Med. **65**: 196-211.

MARIN B., NOWACK E.C. & M. MELKONIAN (2005): A plastid in the making: evidence for a second primary endosymbiosis. — Protist **156**: 425-432.

MAYR E. (1969): Principles of Systematic Zoology. — McGraw-Hill, New York: 1-428.

MEISTERFELD R. (2002): Order Arcellinida Kent, 1880. — In: LEE J.J., LEEDALE D.F. & P. BRADBURY (Eds), An Illustrated Guide to the Protozoa. 2nd Edition. Allan Press, Lawrence, Kansas **2**: 827-860.

MÜLLER M. (1992): Energy metabolism of ancestral eukaryotes: a hypothesis based on the biochemistry of amitochondriate parasitic protists. — Biosystems **28**: 33-40.

NÄGLER K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. — Arch. Protistenkd. **15**: 1-53.

NÄGLER K. (1911): Studien über Protozoen in einem Almtümpel. — Arch. Protistenkd. **12**: 56-70.

NÄGLER K. (1912): Die Kern- und Centriolenteilung bei Amöben. — Arch. Protistenkd. **26**: 435-442.

NIKOLAEV S.I., MITCHELL E.A., PETROV N.B., BERNEY C., FAHRNI J. & J. PAWLOWSKI (2005): The testate lobose amoebae (order Arcellinida Kent, 1880) finally find their home within Amoebozoa. — Protist **156**: 191-202.

OLIVE L. S. & C. STOIANOVITCH (1975): The Mycetozoans. — Academic Press, New York: 1-293.

PANCOVIUS T. (1654): Herbarium, Oder Kräuter- und Gewächs-Buch, Darinn sowol Einheimische als Außländische Kräuter zierlich und eigentlich abgebildet zu finden. — Cölln an der Spree: 1-425.

PAGE F.C. (1967): Re-definition of the genus *Acanthamoeba* with descriptions of three species. — J. Protozool. **14**: 709-724.

PAGE F.C. (1991): Nackte Rhizopoda. — In: MATTHES D. (Hrsg.), Protozoenfauna II. G. Fischer, Stuttgart: 3-145.

PAGE F.C. & R.L. BLANTON (1985): The Heterolobosea (Sarcodina: Rhizopoda), a new class uniting the Schizopyrenida and the Acrasidae (Acrasida). — Protistologica **21**: 121-132.

PUSCHKAREW B.M. (1913): Über die Verbreitung der Süsswasserprotozoen durch die Luft. — Arch. Protistenkd. 23: 323-362.

PUSSARD M. & R. PONS (1977): Morphologie de la paroi kystique et taxonomie du genre *Acanthamoeba* (Protozoa, Amoebida). — Protistologica **8**: 557-598.

RAPER K.B. (1935): *Dictyostelium discoideum*, a new species of slime mold from decaying forest leaves. — J. Agric. Res. **50**: 135.

RICHARDS T.A. & T. CAVALIER-SMITH (2005): Myosin domain evolution and the primary divergence of eukaryotes. — Nature **436**: 1113-1118.

SCHLEGEL M. & R. MEISTERFELD (2003): The species problem in protozoa revisited. — Europ. J. Protistol. **39**: 349-355.

SCHULTZE M.S. (1854): Über der Polythalamien (Foraminiferen) nebst Benerkungen über die Rhizopoden im Allgemeinen. — Wilhelm Engelmann, Leipzig: 1-68, 7 pls.

SCHULTZE F.E. (1874): Rhizopodenstudien I. — Archiv für mikroskopische Anatomie **10**: 328-350, pl. 22.

SCHULTZE F.E. (1874): Rhizopodenstudien II. — Archiv für mikroskopische Anatomie **10**: 377-400, pls 26-27.

SCHULTZE F.E. (1875): Rhizopodenstudien III. — Archiv für mikroskopische Anatomie **11**: 94-139, pls 5-7.

SCHULTZE F.E. (1875): Rhizopodenstudien IV. — Archiv für mikroskopische Anatomie **11**: 329-353, pls 18-19.

SCHULTZE F.E. (1875): Rhizopodenstudien V. — Archiv für mikroskopische Anatomie **11**: 583-596, pls 25-26.

SCHULTZE F.E. (1877): Rhizopodenstudien VI. — Archiv für mikroskopische Anatomie **13**: 9-30, pls 2-3.

SILBERMAN J.D., CLARK C.G., DIAMOND L.S. & M.L. SOGIN (1999): Phylogeny of the genera *Entamoeba* and *Endolimax* as deduced from small-subunit ribosomal RNA sequences. — Mol. Biol. Evol. **16**: 1740-1751.

SINGH B.N. (1952): Nuclear division in nine species of small free-living amoebae and its bearing on the classification of the order amoebida. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B **236**: 405-461.

SMIRNOV A. & A. GOODKOV (1999): An illustrated list of basic mophotypes of Gymnamoebia (Rhizopoda, Lobosea). — Protistology **1**: 20-29.

SMIRNOV A., NASSONOVA E., BERNEY C., FAHRNI J., BOLIVAR I. & J. PAWLOWSKI (2005): Molecular phylogeny and classification of the lobose amoebae. — Protist **156**: 129-142.

Song J., Xu Q., Olsen R., Loomis W.F., Shaulsky G., Kuspa A. & R. Sucgang (2005): Comparing the *Dictyostelium* and *Entamoeba* genomes reveals an ancient split in the Conosa lineage. — PLoS Comput. Biol. **1**: e71.

Stothard D.R., Schroeder-Diedrich J.M., Awwad M.H., Gast R.J., Ledee D.R., Rodriguez-Zaragoza S., Dean C.L., Fuerst P.A. & T.J. Byers (1998): The evolutionary history of the genus *Acanthamoeba* and the identification of eight new 18S rRNA gene sequence types. — J. Eukaryot. Microbiol. **45**: 45-54.

Swanson A.R., Spiegel F.W. & J.C. Cavender (2002): Taxonomy, slime molds, and the questions we ask. — Mycologia **94**: 968-979.

Tappan H. & A.R. Loeblich (1988): Foraminiferal evolution, diversification, and extinction. — J. Paleontol. **62**: 695-714.

Volkonsky M. (1931): *Hartmannella castellanii* Douglas et classification des Hartmannelles. — Arch. Zool. exp. gen. **72**: 317-339.

Wenyon C.M. (1926): Protozoology I+II. — Baillière, Tindall and Cox, London: 1-1563.

9. Glossar

Aktin: Protein in der Muskulatur; verbindet sich mit Myosin und ermöglicht so die Muskelkontraktion.

Amöben: Sammelbezeichnung für einzellige Eukaryote ohne feste Gestalt; ihr einzig gemeinsames Merkmal ist die →amöboide Fortbewegung.

Amöbenruhr: durch *E. histolytica* hervorgerufene Durchfallerkrankung.

amöboide Bewegung: mit einer Veränderung der Zellform einhergehende Art von Bewegung durch Vorstülpen von →Pseudopodien; basiert auf Strömungen des Zellplasmas.

Anaerobier: Organismen, die nur ohne (obligate A.). oder die sowohl in Gegenwart als auch in Abwesenheit von Sauerstoff (fakultative, aerotolerante A.) gedeihen können.

Akanthopodien: kleine, spitze Verlängerungen des →Pseudopodiums (nicht zu verwechseln mit →Filopodien); typisch für *Acanthamoeba*.

axenisch: hier – bakterienfrei.

Basenpaar (bp): In der DNA binden sich die Basen eines DNA-Stranges an die komplementären Basen des gegenüberliegenden Stranges, es entstehen B. Aufgrund der chemischen Struktur ist eine Paarbildung nur zwischen A und T (DNA) bzw. A und U (RNA) sowie C und G möglich.

Bilharziose (Schistosomose): parasitäre Tropenkrankheit des Menschen hervorgerufen durch Pärchenegel (*Schistosoma*-Arten), die in Blutgefäßen im Bereich des Darmes (Darm-B.) oder der Harnblase (Urogenital-B.) leben; benannt nach dem deutschen Arzt Theodor Bilharz, der die Erreger im Menschen entdeckte.

binominale Nomenklatur: Benennung einer Art mit zwei Namen (dem groß geschriebenen Gattungsnamen und dem klein geschriebenen Artnamen).

cAMP: zyklisches Adenosinmonophosphat (ein Botenstoff)

Chromosomen: aus Chromatin bestehende Struktur innerhalb des Zellkerns, die normalerweise nur während der Kernteilung sichtbar wird; Träger des größten Teils der zelleigenen Erbinformation, also der Gene. Die Anzahl der im Zellkern vorhandenen C. ist artspezifisch. Beim Menschen sind es zweimal 23. Mit Ausnahme der Geschlechtschromosomen liegen C. in Körperzellen sowie in befruchteten Eizellen paarweise, als homologe C., vor. In den Keimzellen ist nach Abschluss der Reifungsteilungen nur ein einfacher Chromosomensatz vorhanden.

Cristae: hier – Membranfalten der Mitochondrien.

Cornea: Hornhaut des Auges.

Cyanobakterien: früher: „Blaualgen“, Blau-Grün-Algen; sie sind die ersten zur →Photosynthese befähigten Lebewesen auf der Erde und die einzigen Prokaryoten, die bei der Photosynthese Sauerstoff freisetzen.

Dictyosom: sind durch Membranen begrenzte Hohlräume, die übereinander gestapelt sind. Sie schnüren Bläschen ab (Golgi-Vesikel) und bilden Sekrete und Membranen. In einer Zelle befinden sich meistens mehrere D., die untereinander in Verbindung stehen (= der Golgiapparat).

Ektozyste: Außenzystenwand.

Endozyste: Innenzystenwand, aber nicht die lebende Zelle innerhalb jener Wand.

Enflagellation: Vorgang der Bildung des Geißelstadiums; bei Vahlkampfiidae außer *Vahlkampfia*.

Enzephalitis: Gehirnentzündung; Erkrankungen des Gehirns, meist auf infektiös-toxischer oder infektiöser Basis, die durch das selbständige Auftreten echter entzündlicher Gewebsreaktionen gekennzeichnet sind.

Enzystierung: Bildung des Dauerstadiums (=Zyste).

Endosymbiont: Organismus, der innerhalb (intrazellulär oder interzellulär) eines Individuums einer anderen biologischen Art lebt; intrazelluläre E. werden auch als Endozytobionten bezeichnet.

Endosymbiose: Symbiose, bei der ein Organismus innerhalb des anderen lebt.

Endozytose: Aufnahme von festen Stoffen (→Phagozytose) oder von Flüssigkeitströpfchen (Pinozytose) durch Membraneinstülpung in die Zelle.

Enzephalitis: Entzündung des Gehirns; Erkrankungen des Gehirns, meist auf infektiös-toxischer oder infektiöser Basis, die durch das selbständige Auftreten echter entzündlicher Gewebsreaktionen gekennzeichnet sind.

eruptiv: hervorbrechend; wenn die Plasmaströmung bei der Fortbewegung der Amöbe nicht gleichmäßig, sondern „ruckartig“ ist.

Eukaryota, **Eukaryote(n)**: ein- bis vielzellige Organismen, deren Zellen einen Membran-umhüllten Zellkern sowie weitere Zellorganellen besitzen. Zu den E. gehören Protozoen, Algen, Pilze, Pflanzen und Tiere.

Exzystierung: Übergang vom Dauerstadium (=Zyste) in das „Freßstadium“ (=Trophozoit).

Filopodien: fadenförmige →Pseudopodien, die unmittelbar aus dem Zellkörper hervortreten.

Gameten: Geschlechtszellen, haploide Keimzellen (Eizelle, Spermium).

Gametozyten: Vorgeschlechtszellen, die sich zu →Gameten, den eigentlichen Geschlechtszellen, entwickeln.

Gamont: Vorstufe der →Gameten.

Generationswechsel: Regelmäßig oder unregelmäßig alternierende Abfolge von morphologisch unterschiedlichen Generationen, die sich unterschiedlich vermehren (z. B. geschlechtlich/ ungeschlechtlich).

Gentransfer: Übertragung eines Gens in Empfängerzellen.

geschlossene Orthomitose: →Mitosetyp, bei dem die Spindel

ihren Ursprung ausschließlich innerhalb des Kernes hat, und die Kernmembran bis zur Trennung der Tochterkerne ganz bleibt.

Glykocalyx: Kohlenhydrathülle der Zelle.

haploid: nur einen einfachen →Chromosomensatz enthaltend.

Hydrogenosom: Oganell, in dem ein Teil der Glykolyse abläuft; H. sind abgewandelte →Mitochondrien, sie besitzen jedoch keine DNA.

Karyosom: Innenkörper des Zellkerns.

kDa: Maß für die Masse eines Atoms oder Moleküls (ein Dalton entspricht der Masse von 1/12 ^{12}C-Atom); k = kilo (1.000).

Keratitis: Entzündung der Hornhaut des Auges.

Kinetosomen: (=Basalkörperchen), bilden die Verankerung und den „Motor“ der Geißeln; sie sind aus →Mikrotubuli aufgebaut (9x3-Struktur).

Klon: genetisch gleiche Zellen oder Individuen, die durch ungeschlechtliche Vermehrung aus einer einzigen Zelle oder einem einzigen Individuum hervorgegangen sind.

kodierende DNA: der Anteil der DNA eines Individuums, der in Genen angeordnete Information enthält.

Kodon: Abfolge von drei Basen (Basentriplett); enthält die Information für eine Aminosäure oder ein Stopsignal; insgesamt gibt es $4^3 = 64$ verschiedene K.

Konvergenz: hier – konvergente Evolution; die unabhängige, aber ähnliche Entwicklung von Merkmalen bei verschiedenen Arten aufgrund ähnlicher Lebensbedingungen.

Meiose: Reife- und Reduktionsteilung bei der Bildung von Keimzellen; besteht aus zwei Schritten: zuerst wird der diploide Chromosomensatz halbiert (beim Menschen von 46 auf 23). Die sich anschließende Teilung entspricht dann weitgehend einer →Mitose. Als Produkte entstehen 4 haploide Keimzellen.

Metazoa, Metazoen: vielzellige Tiere; bestehen aus vielen Zellen, welche in generative Zellen und in unterschiedliche somatische Zellen, meist auch in Gewebe differenziert sind.

Mikrotubuli: aus Untereinheiten (sog. Protofilamenten) zusammengesetzte röhrenförmige Strukturen mit einem Durchmesser von ca. 25 nm, die einerseits am Aufbau des Zytoskeletts beteiligt sind, andererseits die Bausteine von Geißeln und Cilien darstellen.

Mimivirus: das größte derzeit bekannte Virus (400 nm im Durchmesser); befällt Akanthamöben.

Mitochondrien: der Energiegewinnung der Zelle dienende Zellorganellen; in M. wird die gebundene Energie organischer Nährstoffe über den Zitratzyklus und die Atmungskette auf ATP übertragen. M. enthalten eigene DNA (so genannte mitochondriale DNA, kurz mtDNA). Ihre Zahl pro Zelle kann je nach Zelltyp stark variieren, stoffwechselaktive Zellen enthalten besonders viele (Leberzellen ca. 2000).

Mitose: Kernteilung (mit meist nachfolgender Zellteilung) mit vorangehender Verdoppelung des Chromosomensatzes. Jede Tochterzelle erhält einen vollständigen Chromosomensatz.

Mitosom: ein Zellorganell, kommt z. B. bei Entamöben vor. Das M. ist, wie man heute weiß, ein abgewandeltes →Mitochondrium. *E. histolytica* hat in der Regel nur ein Mitosom.

monophyletisch: von einem gemeinsamen Vorfahren abstammend.

Monophylum: alle Abkömmlinge einer einzigen Stammart.

monopodial: wenn das →Pseudopodium einen einzelnen, breiten, zylindrischen oder flachen Lappen darstellt.

Myosin: Protein in der Muskulatur; bildet mit →Aktin das Aktomyosin und ermöglicht so die Muskelkontraktion.

Nukleolus (Pl. Nukleoli): Kernkörperchen; sichtbarer Ausdruck der Transkription bestimmter Chromosomenregionen, die die genetische Information für die rRNA enthalten.

Nukleotid: Baustein der Nukleinsäuren (DNA und RNA); setzt sich aus einer Base, einem Zuckerrest und drei Phosphatgruppen zusammen. Bei der DNA- bzw. RNA-Synthese werden N. miteinander über eine Phospohodiesterbindung verknüpft. Dabei werden zwei Phosphatgruppen abgespaltet. Ein DNA-N. enthält eine der 4 organischen Basen Adenin, Cytosin, Guanin und Thymin, eine Desoxyribose und einen Phosphatrest; ein RNA-N. enthält eine der 4 organischen Basen Adenin, Cytosin, Guanin und Uracil, eine Ribose und einen Phosphatrest.

Nukleus: Zellkern; von mindestens zwei Membranen umhülltes Zellorganell, das den größten Teil der genetischen Information einer eukaryotischen Zelle enthält.

Opisthokonta: monophyletische Großgruppe innerhalb der Eukaryota; vereint die Tiere mit den Pilzen.

Organellen: organartige Bildungen des Zellplasmas, die von einer eigenen Membran umschlossen sind und denen bestimmte Funktionen zugeordnet werden können (z. B. →Mitochondrien, Golgi-Apparat, Chloroplasten, Lysosomen); kommen nur bei Eukaryoten vor.

ortholog: zwei Gene sind ortholog, wenn sie seit einem Speziationsereignis divergieren.

Palindrom: (v. griech.: Παλίνδρομος (palíndromos) = rückwärts laufend) eine invertierte repetitive Basenabfolge, d. h. eine Basenabfolge, die von vorn und hinten gelesen gleich ist. An P. kann die einzelsträngige lineare DNA-Kette umschlagen und eine haarnadelähnliche Struktur ausbilden.

Phagozytose: Aufnahme von geformter Nahrung durch eine Zelle.

Photosynthese: Produktion organischer Stoffe aus Kohlenwasserstoff und Wasser mit Hilfe des Sonnenlichts; dazu fähig sind grüne Pflanzen und Protisten, die mit Chlorophyll ausgestattet sind, sowie einige Prokaryote.

Phylum: Stamm; Kategorie innerhalb des Tierreichs, die eine oder, aufgrund der Ähnlichkeit oder stammesgeschichtlichen Verwandtschaft, mehrere Klassen umfasst.

Plasmid: kleiner extrachromosomaler (= außerhalb des Chromosoms liegender) DNA-Ring (v.a. bei Bakterien und Hefen), der sich unabhängig von der anderen DNA (also autonom) repliziert. P. tragen oft Gene für Resistenz-Faktoren (z. B. gegen Antibiotika), die den Trägern einen Selektionsvorteil vermitteln. Wenn die Gegenwart eines P. für einen Organismus keinen Vorteil bietet, dann verliert er dieses mit der Zeit.

Plasmodien: hier – Zelle mit mehreren Zellkernen.

Polymorphismus: Vielgestaltigkeit; verschiedene Ausprägungen eines Merkmals.

Population: Gruppe von Individuen in einem bestimmten (zusammenhängenden) Gebiet, die sich miteinander fortpflanzen oder zumindest miteinander fortpflanzen könnten.

Prokaryota, Prokaryote(n): Bakterien i.w.S. (kein Monophylum!); mikroskopisch kleine, einzellige Lebewesen, deren Zellen keinen Zellkern, keine Zellorganellen und keine basische Proteinhülle um ihre DNA aufweisen.

Promitose: jene Art der →geschlossenen Orthomitose, bei der sich der Nukleolus nicht auflöst, sondern in 2 Polmassen, d. h. Tochternukleoli teilt.

Proteasen: Enzyme, die den Abbau von Proteinen durch hydrolytische Spaltung der Peptidbindungen (Proteolyse) katalysieren.

Protein: aus Aminosäuren aufgebautes Eiweißmolekül.

Proteinase: eiweißspaltendes Enzym.

Proteobakterien: Bakterien-Gruppe, zu der auch die Vorläufer der Mitochondrien gehören.

Pseudopodien: Scheinfüßchen. Sie entstehen durch unregelmäßige Ausstülpung und Vorwölbung des Zytoplasmas einer Zelle. P. haben für Bewegung und Nahrungsaufnahme bzw. Phagozytose bei Amöben einerseits und bei Phagozyten (z. B. Makrophagen) große Bedeutung.

pulsierende Vakuole: Ausscheidungsorganellen von Protozoen (und einigen Schwämmen); transportieren je nach Konzentrationsgefälle mehr oder weniger regelmäßig Wasser aus der Zelle heraus.

Rekombination: Vorgang, bei dem DNA neu kombiniert wird. Als natürlicher Prozess findet R. bei der geschlechtlichen Vermehrung während der Meiose statt. Bei der In-vitro-R. werden mit Hilfe molekulargenetischer Methoden DNA-Abschnitte unterschiedlicher Herkunft miteinander verknüpft.

repetitive Sequenz: genomische Sequenz, die sich häufig wiederholt.

Replikation (DNA-Replikation): Verdopplung (der Erbsubstanz).

Ribosomen: Protein-Nukleinsäure-Komplexe zur Proteinbiosynthese; befinden sich im Zellplasma, und zwar am endoplasmatischen Retikulum, sowie in einigen Zellorganellen (→Chloroplasten, →Mitochondrien). Ihr Bildungsort ist bei Eukaryoten der →Nukleolus.

Sequenzierung: Sequenzanalyse; Methode zur Entschlüsselung der Basen- bzw. Aminosäuren-Abfolge.

sp.: Die Abkürzung sp. (= species = s. Art) nach einem Gattungsnamen bedeutet, dass die Art nicht bekannt ist oder nicht genannt zu werden braucht.

Spore: Dauerstadium von Mikroorganismen von sehr unterschiedlicher Struktur und Herkunft mit hoher Widerstandsfähigkeit gegenüber physikalischen und chemischen Einflüssen.

Sporogonie: Sporenbildung; Phase der Entwicklung der Sporozyste.

spp.: Abkürzung für den Plural von species = mehrere Arten.

Transformation: natürliche Fähigkeit mancher Bakterienarten, freie DNA aus der Umgebung durch ihre Zellwand hindurch aufzunehmen. In der Gentechnik wird die T. häufig dazu benutzt, um rekombinante Plasmide in Zellen (z. B. in *Escherichia coli*) einzuschleusen.

Transkription: Synthese eines einzelsträngigen RNA-Moleküls (mRNA) nach der Vorlage der doppelsträngigen DNA (= Umschreibung von DNA in RNA).

Translation: Proteinsynthese; Prozess, bei dem die Basensequenz der mRNA in die Aminosäuresequenz des Proteins übersetzt (translatiert) wird. Dieser Vorgang findet an den Ribosomen statt. Nach der Vorlage eines einzigen mRNA-Moleküls können (gleichzeitig) mehrere Proteinmoleküle synthetisiert werden.

Transposon: springendes Gen; DNA-Abschnitt, der sich in verschiedene Genom -Abschnitte einbauen kann.

tRNA (transfer-RNA): RNA mit einer spezifisch gebundenen Aminosäure; bei der Proteinbiosynthese bindet das Antikodon auf der tRNA mit dem Kodon der mRNA und stellt so den Einbau der jeweils richtigen Aminosäure in das entstehende Protein sicher.

Trophozoit: das zu Nahrungsaufnahme, Bewegung und Vermehrung befähigte Stadium von Protozoen. Häufig wird dafür auch der Begriff „vegetative Form" verwendet.

Transposon: springendes Gen; DNA-Abschnitt, der sich in verschiedene Genom-Abschnitte einbauen kann.

ubiquitär: allgegenwärtig, überall vorkommend.

Unterpseudopodien: zytoplasmatische Projektionen aus einem vorrückenden →Pseudopodium.

Uroid: Hinterende der Amöben; kann speziell differenziert sein: maulbeerförmig, gefaltet, warzig, zottig etc.

Zygote: Vereinigungsprodukt zweier Geschlechtszellen; aus der Z. entwickelt sich ein neues Individuum.

Zyste: 1.) Dauerstadium von Mikroorganismen, meist gegenüber chemischen und physikalischen Einflüssen recht widerstandsfähig; 2.) Durch eine Kapsel abgeschlossene sackartige, mit Flüssigkeit gefüllte Geschwulst.

Anschrift der Verfasser:

PD. Mag. Dr. Julia WALOCHNIK
Abteilung für Medizinische Parasitologie
Klinisches Institut für Hygiene
und Medizinische Mikrobiologie
Medizinische Universität Wien
Kinderspitalgasse 15
1095 Wien
Austria
E-Mail: julia.walochnik@meduniwien.ac.at

Univ.-Prof. Dr. Horst ASPÖCK
Abteilung für Medizinische Parasitologie
Klinisches Institut für Hygiene und
Medizinische Mikrobiologie
Medizinische Universität Wien
Kinderspitalgasse 15
1095 Wien
Austria
E-Mail: horst.aspoeck@meduniwien.ac.at